BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 1/2 | Jahrgang 14 | 1963

(Aus der ornithologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig in Bonn, Prof. Dr. G. Niethammer)

Vergleichende Untersuchungen an Haubenlerche (*Galerida cristata* (L.)) und Theklalerche (*Galerida theklae* A. E. Brehm)

(Aves Alaudidae, ein Beitrag zur Evolution der Zwillingsarten)

Von

MICHAEL ABS

Inhaltsverzeichnis

[1]) Dissertation der Math.-naturw. Fakultät Bonn. D 5 (unter Berücksichtigung neuen Materials erweitert, ergänzt und umgearbeitet).

Einleitung

A. Zur Begriffsbestimmung der Zwillingsarten

Als Zwillingsarten (Dualspezies, „sibling species") bezeichnet man nach E. Mayr (1942) morphologisch ähnliche, nahe verwandte, aber sympatrische Arten[1]). Diese Begriffsbestimmung grenzt die Zwillingsarten einmal gegen nur auf Grund konvergenter Entwicklung ähnliche, aber nicht besonders nahe verwandte Arten ab, dann aber auch gegen alle die Arten, die zwar nahe verwandt sind, sich aber zumindest in einem Merkmal deutlich voneinander unterscheiden, schließlich auch gegen alle noch so ähnlichen, aber nicht sympatrischen Arten. Als sympatrisch bezeichnet man solche Arten, die nebeneinander im gleichen geographischen Raum leben. Arten entstehen im allgemeinen nicht sympatrisch, vielmehr muß dann eine Population der Stammform über längere Zeit räumlich so wirksam von den anderen Populationen getrennt gewesen sein, daß kein nennenswerter „Genaustausch" stattfinden konnte (Mayr 1942).

Die Sympatrie der Zwillingsarten ist demnach ein sekundärer Verbreitungszustand, dem ein ursprünglicher Zustand der Isolation vorausgegangen ist. Deswegen macht auch die Verbreitungsgeschichte einen wesentlichen Teil des Studiums der Zwillingsarten aus. Deren heutige Sympatrie räumt jeweils alle Zweifel aus, ob die zwei Formen wirkliche Arten sind, die sich nicht miteinander vermischen, die also durch eine hinreichend wirksame Fortpflanzungsschranke getrennt sind. Artenpaaren, die man zu-

[1]) Die Bezeichnung Zwillingsarten muß nicht auf Artenpaare beschränkt sein. Auch mehr als zwei Arten können der Definition genügen. Alberti (1955) lehnt die Bezeichnung Dualspezies für Artenpaare mit ökologischer Artspaltung ab und beschränkt den Begriff auf fertige Arten mit mußmaßlicher Abstimmungsgemeinschaft ersten Grades.

nächst nur von verschiedenen geographischen Lokalitäten kannte, wurde andererseits oft der Status einer „guten Art" abgesprochen, weil man sie als geographische Rassen einer und derselben Art ansprach. Erst nachdem sich die Kenntnis der Verbreitung vertiefte und verfeinerte Methoden der morphologischen Untersuchung angewandt wurden, wurde die Erforschung der Zwillingsarten zu einem reizvollen Problem.

Die Entdeckung von Zwillingsarten in unserer heimischen Vogelwelt (Gartenbaumläufer-Waldbaumläufer, Sumpfmeise-Weidenmeise) schon in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts ist das Verdienst Christian Ludwig Brehms, der sich auch schon mit den Haubenlerchen, denen diese Arbeit gewidmet ist, beschäftigt hat. Seine Erkenntnisse blieben zunächst unbeachtet. Erst zu Beginn dieses Jahrhunderts verschaffte O. Kleinschmidt seinen Entdeckungen die gebührende Anerkennung.

B. Bei der Evolution der Zwillingsarten wirksame Isolationsmechanismen

Zwillingsarten stellen keinen Sonderfall der Evolution dar. Es handelt sich aber um Grenzfälle, denen eine eigene Problematik innewohnt. Wenn zwei morphologisch ähnliche und nahe verwandte Arten aus dem primären Stadium der Isolation in das sekundäre der Sympatrie treten, entscheidet das Vorhandensein bzw. die Herausbildung einer Fortpflanzungsschranke darüber, ob die einander begegnenden Populationen getrennt weiterexistieren oder sich miteinander vermischen. Eine Fortpflanzungsschranke wirkt auf Grund einzelner oder gebündelter Isolationsmechanismen; als solche sind bisher 1. Körpergröße, 2. ökologische Ansprüche, 3. Verhalten, 4. Bastardierungsmißerfolg (hybrid break down) nachgewiesen. Die Frage, wann die Isolationsmechanismen entstehen, wurde verschieden beantwortet: Nach Mayr (1942) werden die Isolationsmechanismen im Primärstadium der Isolation entwickelt. Dieser Ansicht widerspricht Dobzhansky (1958) mit der These, daß sich die Isolationsmechanismen erst im Stadium der Sympatrie herausbilden, wenn eine Selektion gegen Bastarde in Gang gekommen ist. Eine allgemeine Diskussion dieser Frage erscheint müßig, da das Problem für jedes Zwillingspaar im Einzelfalle entschieden werden muß. So hat sich dort, wo Bastardierungsversuche erfolglos bleiben, der Isolationsmechanismus offensichtlich bereits vor dem Überlappen der Arten herausgebildet. Bauers (1957) Befunde am Blutspecht, von dem Bastarde mit dem Buntspecht nur an der sich verschiebenden Nordgrenze bekannt wurden, spricht dagegen für einen Isolationsmechanismus, der sich erst unter sympatrischen Bedingungen herausbildet. Für nachträgliche Entstehung von Isolationsmechanismen spricht auch das Phänomen der Kontrastbetonung (character displacement) bei sympatrischen Populationen, das Blair (1955) eindrucksvoll an nordamerikanischen Fröschen demonstriert hat (siehe unten). Im nachfolgenden Abschnitt wird ohne Anspruch auf Vollständigkeit Literatur referiert, wobei diese entsprechend den obengenannten Typen von Isolationsmechanismen angeord-

net ist. Im Einzelfalle geht aus den vorgelegten Untersuchungsergebnissen nicht immer zwingend hervor, daß dieser oder jener Isolationsmechanismus wirksam ist. Vielfach wird ein solcher aus den bei Zwillingsarten nachgewiesenen Unterschieden nur auf Grund von Analogien erschlossen[1]).

1. Körpergröße

Goin (1954) untersuchte 7 Froscharten der *Eleutherodactylus gossei*-Gruppe auf Jamaica. Wo drei nahe verwandte Arten nebeneinander leben, ist jedesmal nur eine kleine, eine mittelgroße und eine große Art vertreten; außerdem unterscheiden sich die Arten in ihren Balzrufen. W. F. Blair (1955) fand bei den sympatrischen Populationen von *Microhyla olivacea* und *M. carolinensis* stärkere interspezifische Größenunterschiede als bei den allopatrischen (Kontrastbetonung; character displacement). Pyburn und Kennedy (1960) vermuten, daß in erster Linie die Körpergröße eine Bastardierung der Frösche *Hyla versicolor* und *H. squirella* verhindert. Beide Arten suchen die gleichen Laichplätze auf, haben aber auch verschiedene Balzrufe. Hier sei auch auf die beiden Schnepfenvögel *Limnodromus griseus* und *L. scolopaceus* hingewiesen, die bei gleichem Gewicht verschiedene Proportionen in Flügel- und Schnabellänge aufweisen. Diese Arten leben allopatrisch in Alaska und Canada, überwintern jedoch nebeneinander in den USA (Pitelka 1950).

2. Ökologische Ansprüche

Eine Bindung einer Form an eine bestimmte Bodenart kann als Isolationsmechanismus fungieren. So fand Wassermann (1957 a) in der Überlappungszone zweier Krötenarten der Gattung *Scaphiopus* die eine, *Scaphiopus holbrooki hurteri,* nur auf sandigem Boden, die andere, *S. couchi,* dagegen nur auf schwerem Lehm; bei allopatrischen Populationen dieser Arten ist eine solche Restriktion nicht zu beobachten. Auf einem Golfplatz wo durch den Menschen die Bodenverhältnisse verändert worden waren, war es zur Bastardierung gekommen. Couturier und Robert (1956) stellten fest, daß sich die Larven des Waldmaikäfers (*Melolontha hippocastani*) vorzugsweise in sandigen Böden entwickeln, während der gemeine Maikäfer (*M. melolontha*) diese Beschränkung nicht zeigt. Bei vielen Zwillingsarten konzentrieren sich die Arten in verschiedenen Vegetationstypen: Strenge Isolation fand Brown (1958) im östlichen Ontario bei Zwillingsarten nordamerikanischer Blattkäfer (*Chrysomelidae*) der Gattung *Calligrapha,* deren Raupen an verschiedene Futterpflanzen gebunden sind: *C. virginea* lebt auf der Linde (*Tilia americana*), *C. scalaris* auf der Ulme, *C. ostryae* auf *Ostrya.* Alle Raupen starben, wenn man ihnen im Labor artfremdes Futter vorsetzte; nur die Raupen von *scalaris* konnten sich mit

[1]) Es sei aber darauf verwiesen, daß Perdeck (1958) ein anderes System der Isolationsmechanismen aufgestellt hat. Salzano (1956 b) gibt eine Liste der Tiergruppen, in denen Zwillingsarten untersucht worden sind.

Lindenblättern unter hoher Sterblichkeit entwickeln. Mc. Carley (1954) zeigte durch Freilassungsexperimente in Texas, daß der Nager *Peromyscus leucopus* aktiv den trockeneren Waldbiotop des Hügellandes, *P. gossypinus* dagegen den feuchteren Biotop des Tieflandwaldes aufsuchte; Höhenunterschiede spielten jedoch dabei keine Rolle. Nach Lundelius (1957) lebt die Eidechse *Sceloporus undulatus* vorwiegend am Boden und an Zaunpfählen. Die Geschwisterart (*S. olivaceus*) ist in diesem Biotop häufig zu finden, solange sie noch nicht ausgewachsen ist, während man die großen Exemplare auf hohen Bäumen findet. Hovanitz (1949) bemerkt, daß der Schmetterling *Colias eurytheme* Alfalfa-Felder, *C. philodice* hingegen Kleeschläge bevorzugt; liegen beide Kulturen nebeneinander, so kommt es zur Bastardierung. Auf Ceylon findet man den Kuckuck *Centropus chlororhynchus* nur im feuchten, immergrünen Wald. Die Zwillingsart *C. sinensis parroti* lebt in Gebüschen (Ripley 1949). Im Irak lebt der Droßling *Turdoides caudatus salvatorii* in Dattelpalmgärten, die Zwillingsart *T. altirostris* in Schilfdickichten (Vaurie 1953). Im Iran leben drei sehr ähnliche Grasmücken nebeneinander: *Sylvia minula* bevorzugt die Wüste und die trockenen Regionen, *S. curruca* besiedelt die Grassteppen, *S. althaea* bewohnt die buschreichen Berghänge (Vaurie 1954 b). In Ostafrika treffen nördliche und südliche Glieder zweier Meisengruppen aufeinander (Hall und Traylor 1959; Irwin 1959; Hall 1960): Von Norden her reicht das Areal von *Parus griseiventris* bis Südrhodesien, wo er in Brachystegia-Wäldern lebt, während man in benachbarten Akaziensteppen den südlichen *P. afer* findet. Die gleichen Verhältnisse finden sich auch bei der Gruppe der Mohrenmeisen; hier treffen der in Brachystegia-Wäldern lebende *P. leucomelas* und der Akaziensteppen bewohnende *P. niger* zusammen. Im offenen Gelände Ostafrikas findet man nebeneinander den Pieper *Anthus leucophrys* auf feuchtem Boden, *A. vaalensis* im trockenen Grasland (Benson, Irwin and White 1959). Eine vertikale Trennung der Zwillingsarten ist bald scharf, bald undeutlich ausgebildet: Die Ohrenlerche *Eremophila alpestris* ist an der Südgrenze ihres Areals auf Hochgebirge (Atlas, Libanon, Hermon, 2000—3000 m) beschränkt, während die kleinere *E. bilopha* die Wüste am Fuß der Gebirge besiedelt hat (Vaurie 1954 a). Da in Colorado zwei Streifenhörnchen sympatrisch leben, nimmt *Eutamias umbrinus* die höheren Lagen ein, während *E. quadrivittatus* in den tieferen Lagen bleibt (White 1953). Demgegenüber ist bei zwei südafrikanischen Artenpaaren der Prinien (Clancey 1957) und der Schnäppergrasmücken (Winterbottom 1957) die vertikale Gliederung weniger ausgeprägt: In der Ebene, am Rand der Kulturen, halten sich *Prinia hypoxantha* und *Parisoma subcaeruleum* auf; das Bergland bevorzugen *Prinia maculosa* und *Parisoma layardi*.

Vertikale Trennung als Folge der Anpassung an verschiedene Wassertemperaturen fand Zweifel (1955) bei Fröschen in Kalifornien. Den Oberlauf der Bäche, wo starkes Gefälle und niedrige Temperaturen herrschen,

besiedelt *Rana muscosa;* talwärts schließt sich *R. boylei* an. Die Überlappungszone erstreckt sich in einem Bachlauf nur über eine Meile. In schwedischen Seen lebt das eurytherme, sauerstoffliebende Rotator *Polyarthra vulgaris* getrennt neben der kalt stenothermen *P. dolichoptera.* Beide Arten erreichen die Sexualphase zu verschiedener Zeit. Beide Arten bilden Intermediärformen in Teichen aus, in denen sich die ökologischen Unterschiede nicht aufbauen können (Pejler 1956).

Bei Fischen wirkt die Auswahl des Laichgrundes als Isolierungsfaktor. Eintrocknen der Bäche bis auf kleine Tümpel, Trockenheit oder Trübung des Wassers behindern die Laichplatzwahl und führen bei gleichzeitigem Laichen rein zufällig zu Bastardierung (Hubbs und Strawn 1956; Bailey und Gilbert 1960). Eine ökologische Isolierung durch Beschränkung der Nahrungssuche auf verschiedene Schichten des gleichen Waldbiotops wies Willis (1960) bei zwei Tangaren (ant-tanagers) in Britisch-Honduras nach: *Habia rubica* sucht ihre Nahrung im dichten Wald und im hohen Sekundärwald vorwiegend in einer Höhe zwischen 3 und 8 m; die Zwillingsart *H. gutturalis* dagegen sucht ihre Nahrung dicht über dem Boden und findet sich daher auch häufig in niedrigem Sekundärwald. Zusätzlich hat sich letztere Art noch darauf spezialisiert, den Zügen der Wanderameisen zu folgen und die von diesen aus ihren Verstecken aufgescheuchten Insekten zu fangen. Die nördliche Verbreitungsgrenze dieser Art fällt mit der der Wanderameisen zusammen, während *H. rubica* auch weiter nördlich vorkommt.

Hamilton (1958) beschreibt einen Fall bei Vireoniden, bei dem der ökologischen Differenzierung die Ausbildung eines optisch wirkenden Isolationsmechanismus vorausging. Mit dem weit verbreiteten *Vireo solitarius* ist der auf die nordöstlichen USA beschränkte *V. flavifrons* nahe verwandt. In der Isolation und später während der sekundären Überlagerung der Areale erwarb *V. flavifrons* eine gelbe Brust und einen gelben Augenring. Diese Abzeichen dienten als Isolierungsmechanismen und verhinderten eine Bastardierung, milderten aber nicht die Konkurrenz zwischen beiden Arten, die noch nicht ökologisch getrennt waren. (Der hier vorliegende Fall, daß von zwei nahe verwandten Arten die eine gelbes Pigment ausbildet, die andere nicht, wiederholt sich bei vielen Vögeln: *Parus caeruleus / P. cyanus, P. major / P. bokharensis, Phylloscopus collybita / P. neglectus, Motacilla cinerea / M. clara.*). Bei *V. flavifrons* bildete sich allmählich eine Beschränkung auf die Baumkronen aus, der dann noch eine Spezialisierung auf die reinen Laubwälder folgte. Heute ist die ökologische Trennung so gut, daß der optische Isolationsmechanismus gar nicht mehr wirksam zu werden braucht. Die räumliche Abgrenzung erfaßte auch die Winterquartiere. *V. flavifrons* wurde in die südlicheren Gebiete abgedrängt (ndl. Südamerika, sdl. Mittelamerika), während *V. solitarius* im nördlichen Mittelamerika überwintert. In Anpassung an den längeren Zugweg entwickelte *V. flavifrons* dann noch einen spitzeren Flügel; die zehnte Handschwinge wurde völlig rückgebildet.

3. Verhalten

Bei allen stimmbegabten Tiergruppen kommt den Lautäußerungen in vielen Fällen eine entscheidende Bedeutung als Isolierungsmechanismen zu:

Durch zahlreiche Versuche zeigte Perdeck (1958), daß bei den Heuschrecken *Chorthippus brunneus* und *C. biguttulus* der Werbegesang der Männchen die einzige Isolierungsschranke ist. Die kopulationsbereiten Weibchen suchen stridulierende Männchen der eigenen Art auf, wobei sie sich nach deren artspezifischem Werbegesang orientieren. Dabei kann es freilich dennoch zur Bildung von Mischpaaren kommen, dann nämlich, wenn ein solches Weibchen auf seinem Weg zufällig einem artfremden Männchen begegnet, ehe es das arteigene Männchen finden konnte. Von einem Mischpaar stammende Weibchen zeigen eine individuell variierende Vorliebe entweder für einen der elterlichen Gesänge oder für den intermediären Gesang der Mischlingsmännchen. Diese einfachen Verhältnisse finden sich aber nicht bei allen Heuschrecken; so mußte Busnel et. al. (1956) feststellen, daß Weibchen von *Ephippiger ephippiger* und *E. bitterensis* die arteigenen Werbegesänge nicht sicher von den artfremden unterscheiden konnten. Der einzig wirksame Isolationsmechanismus kann der Gesang auch bei Vögeln sein, wie Lanyon (1957) an zwei nordamerikanischen Icteriden, *Sturnella magna* und *St. neglecta,* nachgewiesen hat. Auf dem Internationalen Ornithologen-Kongreß in Ithaka hat L. Szijj (1962) über eine Bastardpopulation der beiden Icteriden referiert und die artliche Selbständigkeit der Elternformen in Zweifel gezogen.

Lanyon (mdl. Mitteilungen) glückte der Fang eines Mischpaares: ein Weibchen von *St. magna* hatte ein einsames Männchen von *St. neglecta* gewählt, obwohl genügend arteigene Männchen in der Umgebung lebten und sangen; die Jungen dieses Paares konnte Lanyon im Käfig großziehen.

Auch bei den Anuren spielen die Lautäußerungen neben ökologischen Faktoren und der Größe als Isolationsmechanismus eine wichtige Rolle, wie W. F. Blair (1958) in einem zusammenfassenden Referat gezeigt hat. Das Weibchen nähert sich hier dem rufenden Männchen. Die Unterscheidungsfähigkeit der Weibchen scheint aber vielfach nicht fein genug zu sein, um Verwechslungen zu verhindern, wie Littlejohn (1960) an *Pseudacris triseriata* und *P. nigrita* zeigte. Daher sind unter amerikanischen Anuren die Bastardierungsfälle so häufig. Bei *Acris gryllus* und *A. crepitans* sind die Rufe der allopatrischen Populationen sehr ähnlich; im Überlappungsgebiet tritt jedoch ein merklicher Unterschied auf, da der Ruf von *A. crepitans* dort in mehrere Pulse aufgesplittert ist (W. F. Blair 1958) (Kontrastbetonung — character displacement).

Bei Vögeln werden stimmliche Unterschiede oft durch ökologische verstärkt. Stein (1956) fand, daß sympatrisch lebende Arten nordamerika-

nischer Drosseln (*Catharus* spp.), deren Ökologie Dilger untersucht hat, stärkere Unterschiede aufweisen als diejenigen, die nicht nebeneinander leben. Sumpfrohrsänger und Teichrohrsänger sind Zwillingsarten, aber der Gesang letzterer Art weicht von dem des Sumpfrohrsängers stärker ab als von dem des abweichend gezeichneten Schilfrohrsängers, der mit dem Teichrohrsänger im gleichen Biotop leben kann: Springer (1960) beobachtete Teichrohrsänger und Sumpfrohrsänger, deren Reviere aneinandergrenzten; der Sumpfrohrsänger verließ niemals sein Buschwerk oder Getreide, um in das Schilfgebiet des Teichrohrsängers einzudringen. Auch zwischen den Affen *Cercopithecus mona* und *C. campelli lowei*, die im Gebiet des Volta nebeneinander leben, bestehen neben ökologischen Unterschieden solche der Lautäußerungen (Booth 1955).

Die Bedeutung der Lautäußerungen als Isolationsmechanismus, aus der die Differenziertheit der Stimmen nahe verwandter Arten oft zu erklären ist, sollte jedem bewußt bleiben, der unter dem Stichwort „Gesang und Systematik" (Mayr 1956; Meinertzhagen 1957) versucht, stimmliche Ähnlichkeit und systematische Verwandtschaft in Beziehung zu bringen. Wenig überzeugend erscheint daher die Arbeit von Davis (1958) über nordamerikanische Krähen. Den Ansatz zu einer Homologienforschung auf diesem Gebiet bringt Faber (1955) im Vergleich der Gesänge deutscher Laubsänger. Die Ähnlichkeit der Gesänge ist für Lanyon (1960) ein wichtiges Argument, um die beiden amerikanischen Zaunkönige *Troglodytes aedon* und *T. brunneicollis* als geographische Vertreter einer und derselben Art aufzufassen. Marler (1956) lieferte einen wichtigen Beitrag, indem er die Struktur mancher Lautäußerungen mit ihrer Eignung zur Lokalisation des Rufers in Zusammenhang brachte, wodurch die Ähnlichkeit im Klang vieler Warnrufe, bei denen die Lokalisation möglichst erschwert sein muß, verständlich wird. Auf ihre systematische Aussagekraft hat Andrew (1955) in sehr vorsichtiger Weise die Rufe der Ammern (*Emberiza* sp.) untersucht. W. F. Blair (1957) analysierte die Balzrufe der nordamerikanischen Kröte *Bufo microscaphus*, um Anhaltspunkte für ihre systematische Stellung zu gewinnen.

Lautäußerungen sind nur ein Teil aller Verhaltensweisen, die bei Paarbildung und Paarung eine Rolle spielen. Spieth (1958) hat die verschiedenen Typen des Paarungsverhaltens beschrieben. Vor allem sind es bei der Paarung spezifische Bewegungsweisen, die entweder optisch oder als Tastreiz wahrgenommen werden und eine isolierende Spezifität aufweisen. Systematisch entfernt stehende Tiere reagieren mit einem Vermeidungsverhalten aufeinander.

N. G. Smith (1962) erforschte optische Isolationsmechanismen bei vier sympatrischen arktischen Möwen: Eismöwe, Silbermöwe, Kumliensmöwe und *Larus thayeri* leben nebeneinander an den Küsten Ostkanadas. Sie unterscheiden sich deutlich in der Färbung des Augenringes und der Iris, die als Auslöser für das Kopulationsverhalten der Männchen wirken. Ver-

fasser konnte durch Umfärben der Kennzeichen bei gefangenen Stücken Mischpaare herbeiführen. Auch in diesem Falle tritt die Kontrastbetonung (character displacement) auf.

Die Paarung der Taufliege *Drosophila* ist intensiv erforscht worden: Spieth (1949) erhielt nur eine Kreuzung in zahllosen Versuchen mit den Zwillingsarten der *D. willistoni*-Gruppe: *fumipennis, nebulosa, willistoni, aequinoctialis, sucinea, capricorni.* Meistens brachen die Männchen die Balz ab, wenn sie artfremden Weibchen zugesellt waren. Salzano (1956 a) führte Partnerwahlversuche an Vertretern der *D. bocainensis*-Gruppe durch. Bei *D. bocainoides* war die Wahl der arteigenen Partner 99 %ig. Im Freien ist die Isolation zwischen *D. bocainensis* und *D. parabocainensis* vollkommen, im Labor werden auch artfremde gewählt, wobei seltsamerweise die sympatrischen Vertreter bevorzugt werden. Bastock (1956) kontrollierte den Effekt, den die Mutante "yellow" auf das Balzverhalten der Männchen hat: Die Balz ist kürzer und seltener, wovon besonders die Elemente „Vibration" und „Lecken" betroffen werden mit dem Erfolg, daß der Paarungserfolg unter 50 % absinkt. Hoenigsberg und Santibanez (1960) wiesen nach, daß bei verschiedenen Populationen von *D. aequinoctialis* die Vorliebe für sympatrische oder für allopatrische Partner geographisch variiert; Bevorzugung sympatrischer Partner schränkt den Genaustausch ein und fördert damit die Isolation der sich so verhaltenden Population. Manning (1960) kommt beim Vergleich der Balz der Zwillingsarten *D. melanogaster* und *D. simulans* zu dem Ergebnis, daß die Verhaltenselemente zwar gleich, aber ihre Häufigkeit und Intensität verschieden sind: die lebhafte *D. simulans* zeigt einen schnellen Erregungsanstieg, was sich darin äußert, daß die einleitenden Verhaltenselemente nur kurz gebracht werden, die folgenden um so länger. Diese Unterschiede haben eine stark isolierende Wirkung.

Die beiden Krabben *Uca pugnax* und *U. rapax* begegnen sich in Florida; sie besiedeln zwar verschiedene Biotope, zeigen außerdem aber auch ein verschiedenes Werbeverhalten (Tashian und Vernberg 1958).

Haskins und Haskins (1949) fanden, daß die Männchen des Guppy (*Lebistes reticulatus*) und seine Verwandten arteigene Weibchen am ersten Tage noch nicht sicher herausfinden konnten, jedoch am nächsten Tage mit den artfremden, sehr ähnlichen Weibchen kaum mehr gonopodiale Kontakte hatten.

Nach Myres (1959) ist die Balz von Schell- und Spatelente, die in Britisch-Kolumbien nebeneinander leben, sehr verschieden, nicht jedoch das Verhalten bei der Kopulation.

Erstaunliche Unterschiede fand Woolfenden (1956) bei zwei Ammern (*Ammospiza caudacuta* und *A. maritima*), die in den Marschen von New Jersey nebeneinander leben. *A. maritima* ist territorial, monogam und bringt einen lauten Gesang; *A. caudacuta* dagegen ist nicht territorial, ohne Paarbindung und läßt ihren unauffälligen Gesang selten hören. In

Mischkolonien von Webervögeln (*Euplectes, Coliuspasser*) in Südrhodesien beobachtete Emlen (1957), daß die schlichten Weibchen die Artzugehörigkeit der schwarz-gelb oder schwarz-rot gefärbten Männchen mit ihren verschieden langen Schwänzen bei einer Begegnung gewöhnlich nicht beachten; jede Art hat aber einen Balzflug, bei dem die arttypischen Abzeichen am besten zur Wirkung kommen und dabei der Isolation dienen[1]).

4. Bastardierungsmißerfolg

Die überwiegende Mehrzahl der Untersuchungen über diesen Isolationsmechanismus berichten von Laboratoriumsversuchen, wie etwa die oben bereits erwähnten, sterilen Bastarde von *Drosophila melanogaster* × *D. simulans.*

Viele nordamerikanische Frösche und Kröten suchen zur gleichen Zeit die gleichen Laichgewässer auf. Der jeweils verschiedene Balzruf kann dann nicht immer verhindern, daß Männchen artfremde Weibchen umklammern. Das Schicksal der Nachkommenschaft eines Mischpaares ist von Fall zu Fall verschieden: Die Befruchtung der Eier unterbleibt (Volpe 1956 a), die Entwicklungsstadien sterben ab (Volpe 1957), die Larven gehen bei der Metamorphose zu Grunde (Wassermann 1957 b, Volpe und Harvey 1958) oder die oft sehr vitalen, männlichen Bastarde sind steril (Volpe 1956 b, 1960, W. F. Blair 1956); nur bei sehr naher Verwandtschaft der Eltern entstehen fruchtbare Bastarde (Volpe 1959).

Wo der Mensch durch seine Tätigkeit ökologische Schranken beseitigte, die früher einmal nächstverwandte Formen isoliert hatten, da bilden sich jetzt Bastardpopulationen, sofern kein Bastardierungsmißerfolg eintritt. So verschwand durch menschliche Kulturmaßnahmen die ökologische Schranke zwischen dem Rapsweißling aus dem Flachland und dem Bergweißling aus den Alpen. Die Bastardweibchen vertragen die Überwinterung als Puppe nicht und daher muß jede Bastardpopulation in klimatisch ungünstigen Gebieten zusammenbrechen; in klimatisch günstigeren Überlappungszonen (Wiener Wald), wo sich im Laufe eines Sommers mehrere Generationen entwickeln, erhält sich dagegen eine Bastardpopulation (Petersen und Tenow 1954; Petersen 1955).

Brewer (1961) weist darauf hin, daß in der Mischpopulation nordamerikanischer Graumeisen (*Parus atricapillus* × *carolinensis*) die Zahl flüggewerdender Jungen geringer ist als bei den reinblütigen Elternformen.

5. Kombination verschiedener Isolationsmechanismen

D'Ancona und Merlo (1959) haben zwei Forellen untersucht, die im Gardasee nebeneinander leben. *Salmo lacustris* wird bis 1 m lang und

[1]) Die Nester mancher Webervögel lassen sich oft besser unterscheiden als die Vögel selbst. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei den Termiten (*Apicotermes*) wieder, deren Nester verschieden gebaut sind („verfestigtes Verhalten"), die Termiten selbst aber morphologisch schwach differenziert sind (de Barros Machado 1959).

10 kg schwer, laicht nur im Winter im Flachwasser der Ein- und Ausflüsse und ist im Erwachsenenstadium ein Fleischfresser. Dagegen bleibt *S. carpio* kleiner, wiegt selten über 750 g, laicht im Winter oder im Sommer im Tiefwasser (200 m) über Kiesgrund. *S. carpio* ist Planktonfresser. Greenwood (1959) unterscheidet etwa 70 endemische Cichliden-Arten der Gattung *Haplochromis,* die nebeneinander im Viktoria-See (Ostafrika) leben; darunter sind Zwillingsarten, deren Männchen sich durch die Farbe des Hochzeitskleides unterscheiden, aber auch ökologisch differenziert sind, sich etwa über Schlammgrund uferfern oder über festem Grund in Ufernähe aufhalten. Besonders stark ist in dieser Gruppe die Anpassung an eine bestimmte Nahrung, mit der eine spezifische Differenzierung des Gebisses einhergeht (Fischfresser—Nichtfischfresser).

6. Isolationsmechanismus ungeklärt

In einer Reihe von Untersuchungen gelang es den Autoren nicht, irgendwelche Isolationsmechanismen namhaft zu machen. Verwirrende Verhältnisse bieten z. B. sechs Arten von Laubheuschrecken (*Erythroneura* sp.), die alle in den östlichen USA auf *Platanus occidentalis* leben, ohne sich gegenseitig Konkurrenz zu machen, da gerade die dicht bevölkerten Bäume die meisten Arten aufweisen. Jede Art hat vermutlich ein eigenes mikroklimatisches Optimum (Ross 1957). Erst an Hand der männlichen Genitalien gelang es Hubell (1960) drei Zwillingsarten der „Wanderheuschrecke" (*Schistocerca alutacea, Sch. lineata. Sch. rubiginosa*), die alle an der Ostküste Nordamerikas leben, sicher zu unterscheiden; doch sind die Unterschiede in der Gestaltung der männlichen Genitalien nicht so bedeutend, daß sie die Befruchtung artfremder Weibchen unmöglich machten. Bei starker Streuung der ökologischen Varianz tritt doch jede Art gehäuft nur in Vorzugsbiotopen auf, die sich auf feuchte, mitteltrockene und ausgesprochen trockene Standorte verteilen.

Marshall (1960) beobachtete die beiden sehr ähnlichen Ammern *Pipilo aberti* und *P. fuscus* nebeneinander und fand, daß sich sogar ihre Territorien überlappten. Die beiden Arten machen sich aber gegenseitig keine Konkurrenz, da innerartliche Auseinandersetzungen häufiger sind als zwischenartliche und das, obwohl Nahrungsansprüche und Methoden der Nahrungssuche gleich sind.

Zwei Spechte, *Centurus carolinus* und *C. aurifrons* verteidigen ihre Reviere in Austin (Texas) genauso heftig gegen Vertreter der Zwillingsart wie gegen Artgenossen (Selander und Giller 1959).

In Zentralasien leben Artenpaare der Felsentaube, der Hohltaube und der Turteltaube nebeneinander (v. Boetticher 1960).

Im Himalaya fliegen zwei Artenpaare von Schmetterlingen (*Satyrus* sp.) am gleichen Sammelplatz, bei denen sich die Männchen nur in den Genitalarmaturen unterscheiden (Groß 1958).

Miller (1955), Brown (1956) und Rosen (1960) beschreiben Zwillingsarten bei nordamerikanischen Fischen, von denen die Isolationsmechanismen noch unbekannt sind.

7. Grenzfälle

Aus der Mannigfaltigkeit der Organismenwelt schneidet jede Definition einen etwas willkürlich gewählten Sektor heraus. Viele neuere Untersuchungen beschäftigen sich mit den hier diskutierten Problemen, jedoch an Arten, die man nicht zu Zwillingsarten rechnen darf, obwohl sie sehr nahe miteinander verwandt sind. Zum anderen schließt die hier zugrunde gelegte Artdefinition eine uneingeschränkte Bastardierung zwischen Vertretern verschiedener Arten aus, es handelt sich dann eben um Vertreter verschiedener geographischer Rassen. Bei den hier aufgeführten Untersuchungen ist aber in der Regel nur eine beschränkte Bastardierung sicher nachgewiesen.

Sibley (1957) hat nachdrücklich darauf hingewiesen, daß in vielen Vogelgruppen (Anatiden, Galliformes, Trochiliden, Pipriden, Paradiesvögeln) das bunte, von Art zu Art verschiedene Farbmuster des Gefieders als optischer Isolationsmechanismus eine aktuelle Funktion erfüllt, also nicht adaptiv neutral ist, wie man es für systematisch bewertete Merkmale wünscht. Die auffälligen Farbunterschiede haben daher die nahe Verwandtschaft oft verschleiert, die sich dann durch Bastardierung der Formen offenbarte. Abgesehen von den Angaben in dem Sammelwerk von Gray (1958) liegen eingehende Studien über die Bastardierung bei Anatiden (Johnsgard 1960) und Fasanen (Sandnes 1957) vor.

Von zwei Sonnenfischarten war jede Art nur mit jeweils einem Geschlechtspartner in einem neuen, angelegten Teich vertreten. Es entstand eine Bastardgeneration, die sich, wiederum in einen neu angelegten Teich gebracht, uneingeschränkt vermehrte (Lagler und Steinmetz 1957). In Texas wurde die Ökologie der Gewässer durch Dammbauten derart verändert, daß der Fisch *Gambusia heterochir* nur noch zusammen mit seinen Bastarden von *G. affinis* vorkommt (Hubbs 1959).

Noch vor hundert Jahren stellten die "Great Plains" der zentralen USA wegen ihrer Baumarmut eine Verbreitungsschranke für baum- und buschbewohnende Vögel dar. Zunehmende Anpflanzung von Bäumen an Straßen und in Gärten, auch Flußregulierungen, die den Aufwuchs von Ufergebüschen gestatteten, veränderten die Situation: Aus Osten und Westen wanderten Wald- und Buschvögel ein. Weitgehende Vermischung wurde bei folgenden Formen beobachtet: *Pheucticus ludovicianus / Ph. melanocephalus* (West 1962), *Pipilo erythrophthalmus / P. maculatus* (Sibley und West 1959), *Passerina cyanea / P. amoena* (Sibley und Short 1959), *Icterus galbula / I. bullocki* (Sibley und West 1959), die darum als Rassen einer Art angesehen werden müssen. Hierher gehören auch die Beobachtungen an *Rhamphocelus flammigerus / Rh. icteronotus* in Kolumbien, die

sich in einem durch Bananen- und Kaffeepflanzungen zugänglich gemachten Gebiet vermischen (Sibley 1958).

In zwei Fällen wurde bisher festgestellt, daß der Grad der Bastardierung regional stark variiert, ohne dafür irgendwelche Ursachen verantwortlich machen zu können: In Mexiko bei *Pipilo ocai* / *P. erythrophthalmus* (Sibley und West, 1958), in Indien bei *Pycnonotus cafer* / *P. leucogenys* (Sibley und Short 1959 b).

Die nördliche Arealgrenze des Blutspechtes hat sich im Laufe der letzten hundert Jahre über den Balkan nach Norden bis an die Donau geschoben. Nur an der jeweiligen Nordgrenze konnten bisher Bastarde zwischen Blutspecht und großem Buntspecht nachgewiesen werden. Bauer (1957) bringt die Bastardierung mit der zahlenmäßigen Unterlegenheit des Blutspechtes in den jüngsten kolonisierten Gebieten im Zusammenhang.

8. Diskussion

Mayr (1942) äußert die verbreitete Anschauung, daß Zwillingsarten junge Arten, zum Teil sogar „werdende Arten" (species in statu nascendi) sind. Gleichzeitig wird aber zugegeben, daß Arten, die deutlich morphologisch differenziert sind und zwischen denen dennoch keine gefestigte Fortpflanzungsschranke besteht, ebenfalls junge Arten sind. (Bei Vögeln sei hier an die Anatiden, Kolibris [Trochilidae], nordamerikanischen Ammern, Paruliden und Vireoniden erinnert, die trotz deutlicher Unterschiede im Federkleid — besonders der Männchen — viele Bastarde hervorbringen). Es besteht offenbar keine allgemeine Parallelität zwischen dem geologischen Alter (im zeitlichen Aufriß) einer Art und ihrer morphologischen Differenzierung und es ist fraglich, ob alle Arten mit hohem Evolutionsalter Isolationsmechanismen ausgebildet haben müssen. Es scheint durchaus denkbar, daß lange in räumlicher Isolation verbliebene Arten in der Ausbildung von Isolationsmechanismen durchaus zurückgeblieben sind, was sich erst bei rezentem Überlappen mit nahe verwandten Arten nachweisen läßt. Demnach ist auch ein hoher Grad an Bastardierungshäufigkeit kein sicheres Indiz für den Status einer jungen Art. Remane (1956) hat gezeigt, daß die morphologische Differenzierung parallel mit der Einpassung in verschiedene ökologische Nischen gehen kann; damit ist aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß bei Zwillingsarten, die Nischen mit geringen Unterschieden einnehmen, die morphologische Differenzierung durchaus durch andere vorrangige Faktoren gehemmt sein kann.

In diesem Zusammenhang sei auf die Gliederung der Selektionswirkungen hingewiesen, die Schmalhausen (1959) neuerdings eingeführt hat. Der „verändernden Selektion", die für die Entwicklung und Differenzierung der Arten maßgebend ist, steht eine „stabilisierende Selektion" (stabilizing selection) gegenüber, die sich gegen Abweichungen und Neubildungen richtet, diese ausliest und dadurch entgegen dem Mutationsdruck den

morphologischen und adaptiven Zustand einer Art bewahrt. Wo bei Zwillingsarten die Anzeichen gegen den Status einer jungen Art sprechen, könnte man daher die Auffassung vertreten, daß hier der bewahrende Einfluß der stabilisierenden Selektion wirksam geworden ist. Allerdings ist noch nicht geklärt, unter welchen Bedingungen die stabilisierende Selektion einen entscheidenden Einfluß auf den Verlauf der Evolution nehmen kann.

Die Zwillingsartenforschung war und ist von dem Leitgedanken getragen, Einblick in den Prozeß der Artbildung zu gewinnen. Vorgefunden wurde zunächst ein Unschärfebereich zwischen den Arten, der aber anderer Natur ist als jener, den die verschiedenen Häufigkeitsgrade der Bastardierung und die verschieden hohe Interfertilität von Mischlingen nahe verwandter Formen entstehen ließen. Die Frage, wie das Nebeneinandervorkommen ähnlicher Arten ohne Vermischung zustande kommen kann, rückt die Untersuchung von Eigenart und Wirkung der Isolationsmechanismen in den Vordergrund. Die Hoffnung, in den Beziehungen nächstverwandter Arten eine Regelhaftigkeit zu erkennen, hat sich noch nicht erfüllt.

C. Fragestellung, Material und Methoden

Gegenstand der vorgelegten Untersuchung sind zwei Arten der Lerchengattung *Galerida* Boie, Haubenlerche (*G. cristata* L.) und Theklalerche (*G. theklae* A. E. Brehm) (Aves, Alaudidae). Auf eine Beschreibung des Äußeren wird verzichtet, da beide Arten farbig in dem Taschenbuch „Die Vögel Europas" von Peterson, Mountfort und Hollom (1961) abgebildet sind. Eine sehr gute Farbtafel der beiden Lerchen (gemalt von O. Kleinschmidt) enthält der Band III der „Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas" von Naumann-Hennicke (1900).

Eine morphologische Untersuchung, durchgeführt an etwa 1000 Bälgen und 50 Skeletten der beiden Arten, soll dazu dienen, die morphologische Ähnlichkeit und Verwandtschaft zu klären und gleichzeitig morphologische Artkriterien aufzuzeigen.

Durch genaue Verbreitungskartierung wird die Zone abgegrenzt, in der die beiden Arten sympatrisch vorkommen. Ein weiteres Kapitel ist der geographischen Variation der beiden Lerchen in Europa und Afrika gewidmet. Die geographische Variation von *G. cristata* in Asien hatte Vaurie bereits (1951) dargelegt.

Den der Ökologie, Biologie und Ethologie der Arten gewidmeten Kapiteln liegt die Aufgabe zugrunde, die wirksamen Isolationsmechanismen herauszufinden.

Zum Studium der Nahrungsökologie wurden 69 Nahrungsanalysen ausgewertet.

Material zur Biologie und Ethologie der Lerchen lieferten Freilandbeobachtungen in Deutschland und Spanien (vier Spanienaufenthalte und

ein Aufenthalt auf Mallorca); auch wurden je drei Vertreter beider Arten nestjung aufgezogen und zum Teil jahrelang in Käfigen gehalten.

Zum Studium der Stimmen wurden Tonbandaufnahmen gemacht und davon Klanganalysen mit dem Sonagraphen hergestellt[1]).

Schrifttum

Alberti, B. (1955): Über Dualspezies, Artspaltung und Monophylie. — Deuts. Entom. Zeitschr. NF **2**, p. 211—224.

d'Ancona, U., and S. Merlo (1959): Speciation in Italian Trouts with special reference to those of Lake Garda. — Proc. XVth Int. Congr. Zoology London, p. 141—144.

Andrew, R. J. (1957): A comparative study of the calls of *Emberiza* spp. (Buntings). — Ibis **99**, p. 27—42.

Bailey, R. M., and C. R. Gilbert (1960): The American cyprinid fish *Notropis kanacoha* identified as an interspecific hybrid. — Copeia, p. 354—357.

de Barros Machado, A. (1959): Le concept d'espèce éthologique et son application premarturée à la systématique des Termites *Apicotermes*. — Proc. XVth Int. Congr. Zoology — London p. 205—206.

Bastock, M. (1956): A gene mutation which changes a behavior pattern. — Evolution **10**, p. 421—439.

Bauer, K. (1957): Zur systematischen Stellung des Blutspechtes. — J. F. Naumann-Ehrung. Der Falke. Sonderheft 3, p. 22—25.

Benson, C. W., Irwin, M. P. S., and C. M. N. White (1959): Some aspects of speciation in the birds of Rhodesia and Nyassaland. — The Ostrich. Suppl. No. 3.: Proc. 1st Pan-African Orn.Congr. p. 397—414.

Blair, W. F. (1955): Size difference as a possible isolation mechanism in *Microhyla*. — Amer.Nat. **89**, p. 297—301.

— (1956): Comparative survival of hybrid toads (*B. woodhousei* × *B. valliceps*) in nature. — Copeia, p. 259—260.

— (1957): Structure of the call and relationships of *Bufo microscaphus* Cope. — Copeia, p. 208—212.

— (1958): Mating call in the speciation of anuran amphibians. — Amer.Nat. **92**, p. 27—51.

Boetticher, H. v. (1960): Zur geographischen Verbreitung der palaearktischen Artenpaare der Felsen-, Hohl- und Turteltauben im Innern Asiens. — Der Falke **7**, p. 161—166.

Booth, A. H. (1955): Speciation in the mona monkeys. — J. Mamm. **36**, p. 343—449.

Brewer, R. (1961): Comparative Notes on the life history of the Carolina Chickadee. Wilson Bull. **73**, p. 348—373.

Brown, J. L. (1956): Identification and geographical variation of the cyprinodont fishes *Fundulus olivaceus* (Storer) and *Fundulus notatus* (Rafinesque). — Tulane Studies in Zoologia **3**, p. 119—134.

---

[1]) Herrn Prof. Dr. G. Niethammer danke ich für die Überlassung des Themas der Dissertation und seine rege Anteilnahme am Gang der Arbeiten sowie für die Bereitstellung eines Arbeitsraumes in der ornithologischen Abteilung des Museums A. Koenig.

Den Direktoren des Museums A. Koenig, Herrn Prof. Dr. A. v. Jordans und seinem Nachfolger Herrn Prof Dr. M. Eisentraut danke ich für die Übernahme der Futterkosten der gehaltenen Lerchen und den Bau geeigneter Käfige.

Dem leider verstorbenen Prof. Dr. W. Meyer-Eppler bin ich zu Dank verpflichtet, daß ich im Institut für Phonetik und Kommunikationsforschung der Universität Bonn den Sonagraphen zur Analyse der Lautäußerungen der Haubenlerchen benutzen durfte.

Brown, W. J. (1958): Sibling species in the Chrysomelidae. — Proc. 10th. Int. Congr. of Entomology Montreal, vol. **1**. p. 103—109.

Busnel, R. G., Busnel, M. C., und B. Durmotier (1956): Relations acoustiques interspecifiques chez les Ephippigères *(Orthopteres, Tettigoniidae)*. — Ann. inst. nat. recherche agronomique. serie C. Ann. Epiphyties 7e année No. 3. Paris, p. 451—469.

Clancey, P. A. (1957): Are *Prinia maculosa* and *Prinia hypoxantha* conspecific? — Ibis **99**, p. 513—516.

Couturier, A., und R. Robert (1956): Observation sur *Melolontha hippocastani* F. — Ann. inst. nat. Rech. agronomique, serie C. Ann. Epiphyties. 7e année. No. 3. Paris, p. 431—450.

Davis, L. I. (1958): Acoustic evidence of relationship in north american crows. — Wilson Bull. **70**, p. 151—167.

Dobzhansky, Th. (1958): Die Entwicklung zum Menschen. — Hamburg.

Emlen, J. T. (1957): Display and mate selection in the whydahs and Bishop birds. — Ostrich **28**, p. 202—213.

Faber, A. (1955): Zur Homologisierung von Stimmäußerungen bei Vögeln. — Vogelwarte **18**, p. 77—84.

Goin, C. J. (1954): Remarks on evolution of color patterns in the *gossei* group of the frog genus *Eleutherodactylus*. — Annals of the Carnegie Museum. **33**, p. 185—195.

Gray, A. P. (1958): Birds hybrids, a checklist with Bibliography. — Technical communication No. 13 of the Commonwealth Bureau of animal breeding and Genetics, Edinburgh. Commonwealth Agricultural Bureaux. — Farnhan Royal Bucks, Engl.

Greenwood, P. H. (1959): Evolution and Speciation in the *Haplochromis* Fauna (*Pisces, Cichlidae*) of Lake Viktoria. — Proc. XVth. Int. Congr. Zoology, London, p. 147—149.

Groß, F. J. (1958): Zur Schmetterlingsfauna Ostasiens I. — Bonner Zool. Beitr. **9**, p. 261—293.

Hall, B. P. (1960): Variation in the African black tits, *Parus niger* and *Parus leucomelas*. — Ibis **102**, p. 116—123.

Hall, B. P., and M. A. Traylor (1959): The systematics of the african grey tits *Parus afer* and *Parus griseiventris*. — Bull. Brit.Orn.Club. **79, p. 42—46.**

Hamilton, T. H. (1956): Adaptive variation in the genus *Vireo*. — The Wilson Bull. **70**, p. 307—346.

Haskins, C. P., and E. P. Haskins (1949): The role of sexual selection as an isolating mechanism in three species of poecilid fishes. — Evolution **3, p.** 160—169.

Hoenigsberg, H. F., and S. K. Santibanez (1960): Intraspecifique discrimination in *Drosophila aequinoctialis* and *D. prosaltans*. — Z. Tierpsychologie **17**, p. 133—140.

Hovanitz, W. (1949): Interspecific matings between *Colias eurytheme* and *Colias philodice* in wild populations. — Evolution **3**, p. 170—173.

Hubbell, Th. H. (1960): The sibling species of the *Alutacea* Group of the Bird-Locust Genus *Schistocerca*. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, Nr. 116, p. 1—91.

Hubbs, Cl. (1959): Population of a hybrid swarm between *Gambusia affinis* and *G. heterochir*. — Evolution **13**, p. 236—246.

Hubbs, Cl., and K. Strawn (1956): Interfertility between two sympatric fishes *Notropis lutrensis* and *Notropis venustus*. — Evolution **10**, p. 341—344.

Irwin, M. P. S. (1959): The specific relationship of *Parus afer* and *Parus griseiventris*. — Bull. Brit. Orn. Cl. **79**, p. 46—48.

Johnsgard, P. A. (1960): Hybridization in the Anatidae and its taxonomic implications. — Condor **62**, p. 25—33.

Lagler, K. F., and Ch. Steinmetz (1957): Characteristics and fertility of experimentally produced sunfish hybrids *Lepomis gibbosus* × *L. macrochirus*. Copeia, p. 290—295.

Lanyon, W. E. (1957): The comparative biology of the Meadowlarks (*Sturnella*) Wisconsin. — Publ. Nutall orn. Cl. No. 1, Cambridge, Mass.

— (1960): Relationship of the House Wren (*Troglodytes aedon*) of North America and the brown throated Wren (*Troglodytes brunneicollis*) of Mexico. — Proc. XIIth Int. Orn. Congr. — Helsinki, vol. II, p. 450—458.

Littlejohn, M. J. (1960): Call discrimination and potential reproductive isolation in *Pseudacris triseriata* females from Oklahoma. — Copeia, p. 370—371.

Lundelius, E. L., Jr. (1957): Skeletal adaptations in two species of *Sceloporus*. — Evolution **11**, p. 65—83.

McCarley, W. H. (1954): The ecological distribution of the *Peromyscus leucopus* species group in eastern Texas. — Ecology **35**, p. 375—379.

Manning, A. (1960): Sexual behavior of two sibling *Drosophila* species. — Behaviour **15**, p. 123—145.

Marler, P. (1956): Specific distinctness in the communication signals of birds. Behaviour **11**, p. 13—39.

Marshall, J. T. Jr. (1960): Interrelation of Abert and brown Towhees. — Condor **62**, p. 49—64.

Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species. — New York.

— (1956): Gesang und Systematik. — Beitr. Vogelkunde **5**, p. 112

Meinertzhagen, R. (1957): Bird semantics as an aid to avian systematics. — Ibis **99**, p. 346—347.

Miller, R. R. (1955): An annotated list of the american cyprinodont fishes of the genus *Fundulus* with the description of *Fundulus persimilis* from Yukatan. — Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, No. 568, p. 1—25.

Myres, M. T. (1959): Display behavior of Bufflehead, Scoters and Goldeneyes at copulation. — The Wilson Bull. **71**, p. 159—168.

Naumann, F. G. (1900): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. — Hrsg. Dr. Hennicke, Gera, Bd. III.

Pejler, B. (1956): Introgression in planctonic Rotatoria with some points of view on its causes and conceivable results. — Evolution **10**, p. 246—261.

Perdeck, A. C. (1958): The isolating value of specific song patterns in two sibling species of Grashoppers (*Chorthippus brunneus*, *C. biguttulus* L.). — Behaviour **12**, p. 1—75.

Petersen, B. (1955): Geographische Variation von *Pieris* (*napi*) *bryoniae* durch Bastardierung mit *Pieris napi*. — Zoologiska Bidrag fran Uppsala **30**, p. 335—397.

Petersen, B., und O. Tenow (1954): Studien am Rapsweißling und Bergweißling (*Pieris napi* L. und *Pieris bryoniae* O.) Isolation und Paarungsbiologie. — Zoologiska Bidrag fran Uppsala **30**, p. 169—198.

Peterson, R., Mountfort, G., und P. A. D. Hollom (1961): Die Vögel Europas. 4. Aufl. — Hamburg.

Pitelka, F. A. (1950): Geographic variation and the species problem in the shore bird Genus *Limnodromus*. — Univ. Calif. Pub. Zool. **50**, p. 1—108.

Pyburn, W. F., and J. P. Kennedy (1960): Artificial hybridization of the gray tree frog *Hyla versicolor* (Hylidae). — Amer. Midl. Nat. **64**, p. 216—224.

Remane, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — Leipzig.

Ripley, S. D. (1949): Avian relicts and double invasions in peninsular India and Ceylon. — Evolution **3**, p. 150—159.

Rosen, D. E. (1960): Middle american poecilid fishes of the Genus *Xiphophorus*. — Bull. Florida state Mus. **5**, p. 57—242.

Ross, H. H. (1957): Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations. — Evolution **11**, p. 113—129.

Salzano, F. M. (1956a): Chromosomal polymorphism and sexual isolation in sibling species of the *bocainensis* subgroup of *Drosophila*. — Evolution **10**, p. 288—297.

— (1956b): O problema das especies cripticas Estudos no Subgrupo *bocainensis* (*Drosophila*). — Bol. **4** Inst. Sci. Nat. Porto Alegre, p. 1—87.

Sandnes, G. C. (1957): Fertility and viability in intergeneric pheasant hybrids. Evolution **11**, p. 426—444.

Schmalhausen, I. I. (1959): Stabilizing Selection. — Proc. XVth Int. Congr. Zoology, London, p. 131—133.

Selander, R. K., and D. R Giller (1959): Interspecific relations of woodpeckers in Texas. — Wilson Bull. **71**, p. 107—124.

Sibley, Ch. G. (1957): The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. — Condor **59**, p. 166—191.

— (1958): Hybridization in some Colombian Tanagers Avian Genus *Rhamphocelus*. — Proc. Amer. Phil. Soc. **102**, p. 448—453.

Sibley, Ch. G., and L. L. Short (1959a): Hybridization in the buntings (*Passerina*) of the Great Plains. — Auk. **76**, p. 443—463.

—, — (1959b): Hybridization in some Indian bulbuls *Pycnonotus cafer* × *P. leucogenys*. — Ibis **101**, p. 177—182.

Sibley, Ch. G., and D. A. West (1958): Hybridization in the red-eyed towhees of Mexico. The eastern plateau population. — Condor **60**, p. 85—104.

—, — (1959): Hybridization in the rufous sided towhees of the Great Plains. — Auk **76**, p. 326—338.

Smith, N. G. (1962): Field alterations of morphological isolating mechanisms in certain arctic gulls (*Larus*). — XIIIth Int. Congr. Orn. Ithaca (N. Y.). Abstr., p. 68—69.

Spieth, H. T. (1949): Sexual behavior and isolation II. The interspecific mating behavior of species of the *willistoni* group. — Evolution **3**, p. 67—81.

—, (1958): Behavior and isolation mechanisms. — in: Roe. A., and G. G. Simpson: Behavior and Evolution. — New Haven, p. 363—389.

Springer, H. (1960): Studien an Rohrsängern. — Anz. Orn. Ges. Bayern **5**, p. 389—435.

Stein, R. C. (1956): A comparative study of 'advertising song' in the *Hylocichla* thrushes. — Auk **73**, p. 503—512.

Szijj, L. J. (1962): A morphological study of Meadowlarks in Ontario. — XIIIth Int. Orn. Congr. Ithaca. Abstr. p. 72—73.

Tashian, R E., and F. J. Vernberg (1958): The specific distinctness of the Fiddler crabs *Uca pugnax* (Smith) and *Uca rapax* (Smith) at their zone of overlap in northeastern Florida. — Zoologica **43**, p. 89—92.

Vaurie, Ch. (1951): A study of Asiatic Larks. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, **97**, Art. 5, p. 437—525.

— (1953): Systematic Notes on palearctic birds No. 3: *Turdoides caudatus* and *T. altirostris*. Amer. Mus. Nov. No. **1642**, p. 1—8.

— (1954a): Systematic Notes on parlearctic birds. No. 7: *Alaudidae* and *Motacillidae* (Genus *Anthus*). — Amer. Mus. Nov. No. **1672**, p. 3—4.

— (1954b): Systematic Notes on palearctic birds. No. 11: *Silviinae*, the Genus *Sylvia*. — Amer. Mus. Nov. No. **1692**, p. 9—13.

Volpe, E. P. (1956a): Experimental F_1 Hybrids between *Bufo valliceps* and *Bufo fowleri*. — Tulane studies in Zoology **4**, p. 61—75.

— (1956b): Reciprocal mismatings between *Hyla squirella* and *Microhyla carolinensis*. — Copeia, p. 261—262.

— (1957): Genetic aspects of Anuran populations. — Amer. Nat. **91**, p. 355—372.

— (1959): Experimental and natural hybridization between *Bufo terrestris* and *Bufo fowleri*. — Amer. Midl. Nat. **61** (2), p. 295—312.

— (1960): Evolutionary consequences of hybrid sterility and vigor in toads. — Evolution **14**, p. 181—193.

Volpe, E. P., and S. M. Harvey (1958): Hybridization and larval development in *Rana palmipes* Spix. — Copeia, p. 197—207.

Wasserman, A. O. (1957 a): Factors affecting interbreeding in sympatric species of spadefoots (Genus *Scaphiopus*). — Evolution **11**, p. 320—338.

— (1957 b): Hybridization in three species of spadefoot toads. — Copeia, p. 144—145.

West, D. A. (1962): Hybridization in Grosbeaks (Pheucticus) of the great plains. — Auk **79**, p. 399—425.

White, J. A. (1953): Taxonomy of the Chipmunks *Eutamias quadrivittatus* and *E. umbrinus*. — Univ. Kansas Publ. 5, p. 563—582.

Willis, E. (1960): A study of the foraging behavior of two species of ant tanagers. — Auk **77**, p. 150—170.

Winterbottom, J. M. (1957): The distribution and ecology of *Parisoma layardi* Hartl. in the southwestern Cape. — Ostrich **28**, p. 235—236.

Woolfenden, G. (1956): Comparative breeding behavior of *Ammospiza caudacuta* and *A. maritima*. — Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. **10**, p. 45—75.

Zweifel, R. G. (1955): Ecology, distribution and systematics of frogs of the *Rana boylei* group. — Univ. Calif. Pub. Zool. **54**, p. 207—292.

Hauptteil

I. Die Morphologie der Galerida-Arten

Eine morphologische Untersuchung von Haubenlerche (*G. cristata* L.) und Theklalerche (*G. theklae* A. E. Brehm) soll zunächst sicherstellen, daß es sich bei diesen beiden Vertretern der Singvogelfamilie Alaudidae tatsächlich um Zwillingsarten handelt. In diesem Kapitel ist einmal die Gestalt des lebenden Vogels in freier Natur behandelt, indem die feldornithologischen Unterscheidungsmerkmale diskutiert werden, während an zweiter Stelle die Merkmale diskutiert werden, die sich an Bälgen auffinden lassen. Endlich folgt eine skelettanatomische Untersuchung.

A. Die feldornithologischen Unterscheidungsmerkmale der Galerida-Arten

Die feldornithologische Unterscheidung von Hauben- und Theklalerche wird einmal durch die äußere Ähnlichkeit in Färbung, Zeichnung und Größe, zum anderen durch den Umstand erschwert, daß beide Arten in allen Merkmalen sehr stark geographisch variieren. Beide sind erdbraune Bodenvögel, die sich selten auf Telegraphendrähten, Hausdächern, Zaunpfählen (Haubenlerche), Büschen oder Bäumen (Theklalerche) niederlassen. Beide Arten tragen auf dem Kopf eine aufrichtbare Federhaube, die das Männchen häufiger aufrichtet als das Weibchen. Sie sind größer als die meisten anderen Lerchenarten, mit denen sie zusammenleben (Heide-, Kurzzehenlerche); nur die Kalanderlerche, die durch weiße Flügelsäume und schwarze Halsflecken leicht kenntlich ist, ist größer. Allen diesen Lerchen fehlt eine auffällige Federhaube. Die fast gleich große Feldlerche zeichnet sich durch weiße äußere Schwanzfedern aus. Meine Erfahrungen in der feldornithologischen Unterscheidung der beiden *Galerida*-Arten wurden in Spanien gemacht. Ob sie auch in anderen sympatrischen Arealen

der Zwillingsarten gelten, muß sich noch erweisen. Zum Ansprechen eines Vertreters der beiden Lerchen braucht man Zeit, und die Vögel müssen gut zu sehen sein; dann lassen sich folgende Merkmale der beiden Arten erkennen:

	Haubenlerche	Theklalerche
1.	Biotop: Straßen- und Dorfränder, Felder	Strauchheide, Olivenhaine, Schafweide, auch Feldränder
2.	groß und massig	etwas kleiner, schlanker
3.	Schnabel so lang wie der Schädel	Schnabel kürzer
4.	verschwommene dunkelbraune Kropfflecken, schieben sich oft zu einem pfenniggroßen Fleck am unteren Rande zusammen	dunklere (schwarze) Kropfflecken, scharf vom Untergrund abgesetzt, daher Kropfzeichnung kontrastreicher
5.	der erdbraune Rücken geht unauffällig in die rötlichen Oberschwanzdecken über	der dunkelbraune Rücken ist deutlich von den rostroten Oberschwanzdecken abgesetzt
6.	zumeist sind nur einzelne Federn der Haube aufgerichtet	Federhaube kompakter, weil auch benachbarte Federn aufgerichtet werden
7.	relativ kurzbeinig	relativ hochbeinig, Laufgelenke sichtbar
8.	hohe Fluchtdistanz (ca. 10 m)	geringe Fluchtdistanz (ca. 3 m),
9.	Bewegungen gemächtlich wie ein Star; geduckte Haltung	Bewegung schnell und nervös; aufrechte Haltung
10.	Stimmfühlungsrufe fallend rauh durch Trillerstruktur: „tritritrieh".	Stimmfühlungsrufe steigend: „dädüii" oder mit Bogenglissando; über drei Elemente auf-ab: „dädüdie" sanft flötend.

Wenn die Möglichkeit besteht, mehrere dieser Kennzeichen zu prüfen, kann man die Artzugehörigkeit mit hoher Wahrscheinlichkeit richtig angeben (siehe auch Niethammer 1955 a).

B. Die Balgmerkmale der Galerida-Arten

E. Hartert (1907) hat als erster darauf hingewiesen, daß nicht der Pastor C. Ludwig Brehm, sondern sein Sohn A. E. Brehm die Theklalerche als erster beschrieben hat. Die Diagnose erschien 1857 in einem Artikel „Vorläufige Zusammenstellung der Vögel Spaniens" in der Naturhistorischen Zeitung, also vor dem Aufsatz von C. L. Brehm (1858), „Etwas über Haubenlerchen", in der Naumannia. Die Beschreibung A. E. Brehms lautet: *„Galerida cristata vulgari multo minor et striis longitudinalibus distinctis et valde*

conspicuis in ingluvie, quibus Galeritae arboreae similis fit, insignis (Haubenlerche, viel kleiner als die gewöhnliche und ausgezeichnet durch abgesetzte und sehr deutliche Längsstreifen an der Kehle, wodurch sie der Heidelerche ähnlich wird)". Hartert selbst hat seine eigene Entdeckung wieder vergessen und gibt in seinem Standardwerk: „Vögel der palaearktischen Fauna" (1910). C. L. Brehm als Autor an. Erst Bernis (1945) zitiert wieder richtig. C. L. Brehm (1858) hat eine Reihe von Merkmalen angegeben, die sich nicht bewährt haben. Hier werden nur verwertbare Merkmalsunterschiede behandelt:

a) Zeichnungs- und Färbungsunterschiede

1. Die Kropfzeichnung

Die Ausprägung der Kropfflecken ist der geographischen Variation unterworfen, dennoch eignet sie sich sowohl als feldornithologisches wie auch als taxonomisches Merkmal. Betrachtet man eine einzelne Feder aus der Kropfgegend, so findet man bei *cristata* einen distalwärts verbreiterten, beinahe dreieckigen Schaftfleck. *Theklae* zeigt dagegen einen länglichen, dunklen Schaftfleck, der beiderseits von weißlichen Radien eingefaßt wird. Bei spanischen Lerchen sind diese Unterschiede deutlich. Die Wüstenform der Haubenlerche, *jordansi*, zeigt eine sehr schwache Kropffleckung. Die Sahelform, *alexanderi*, hat längliche Schaftflecken, bei der jedoch der Schaftfleck bis zum Dunenteil der Feder reicht, die weißliche Einrahmung also fehlt. Auch bei der Theklalerche finden sich sehr verschieden intensive Ausprägungen der Kropfflecken, die sehr kräftig bei der abessinischen *praetermissa*, sehr blaß bei der tunesischen *carolinae* sind.

2. Die Färbung der Unterflügeldecken (C. L. Brehm 1858)[1])

Alle Formen der Haubenlerche haben isabell-rötliche Unterflügeldecken. Die Theklalerche spaltet sich in zwei Gruppen: Die spanischen und nordwestafrikanischen Formen haben graue Unterflügeldecken, während die ostafrikanischen Formen und die Rasse *cyrenaicae* aus der Cyrenaika rötliche Unterflügeldecken zeigen.

3. Die Färbung der Oberschwanzdecken (C. L. Brehm 1858)

Die rostfarbenen Oberschwanzdecken der Theklalerche heben sich bei allen Rassen deutlich von der Rückenfärbung ab. Dieses Merkmal ist auch als feldornithologisches Kennzeichen angegeben.

4. Die Zeichnung der Steuerfedern (C. L. Brehm 1858)

Bei den Zwillingsarten ist die Zeichnung der äußersten Steuerfeder sehr variabel. An der zweiten Steuerfeder fällt auf, daß bei der Haubenlerche den Federschaft ein schwarzer Rand auf der Außenfahne bis zur Spitze begleitet. Die entsprechende Feder der Theklalerche ist dagegen im ganzen Spitzenteil der Außenfahne hell gefärbt.

5. Die Färbung der Unterseite

Die Färbung der Unterseite wird durch das Einstäuben der Federn beim Sandbaden leicht unkenntlich. In Spanien fiel mir auf, daß Theklalerchen eine gelbliche Unterseitenfärbung zeigen. Die Unterseite der Haubenlerche ist dort weißlich isabellfarben.

[1]) Der Autorname hinter der Überschrift gibt an, wer zum ersten Mal auf die Bedeutung des Merkmals hingewiesen hat.

b) Die Größenunterschiede (A. E. Brehm 1857)

Im allgemeinen gilt die Angabe A. E. Brehms, daß die Theklalerche kleiner als die Haubenlerche ist, soweit man Vertreter sympatrischer Populationen betrachtet. Kleine Formen der Haubenlerche sind aber kleiner als große Formen der Theklalerche. Bei der Feststellung von Größenunterschieden muß man außerdem das Geschlecht der untersuchten Vögel berücksichtigen, da Männchen im allgemeinen größer als Weibchen sind.

1. Die Flügellänge

Die Flügellänge variiert bei den Galerida-Arten geographisch, bei Haubenlerchenmännchen zwischen 94,0 mm (*alexanderi*) und 117 mm (*randonii*), bei Haubenlerchenweibchen zwischen 88,0 mm (*alexanderi*) und 110,0 mm (*randonii*), bei Theklalerchenmännchen zwischen 90,0 mm (*huriensis*) und 111,0 mm (*superflua*), bei Theklalerchenweibchen zwischen 91,0 mm (*huriensis*) und 106,0 mm (*superflua*). Das sind die Extremwerte von Individuen. Höchste und niedrigste Mittelwerte der Flügellänge von Populationen beider Arten sowie die Maße sympatrischer spanischer Populationen dieser Lerchen sind in einem Diagramm dargestellt (s. Abb. 1).

Wir können dem Diagramm entnehmen, daß sich die Flügelmaße der beiden Galerida-Arten weitgehend überlappen. Eindeutig unterscheiden sich nur die

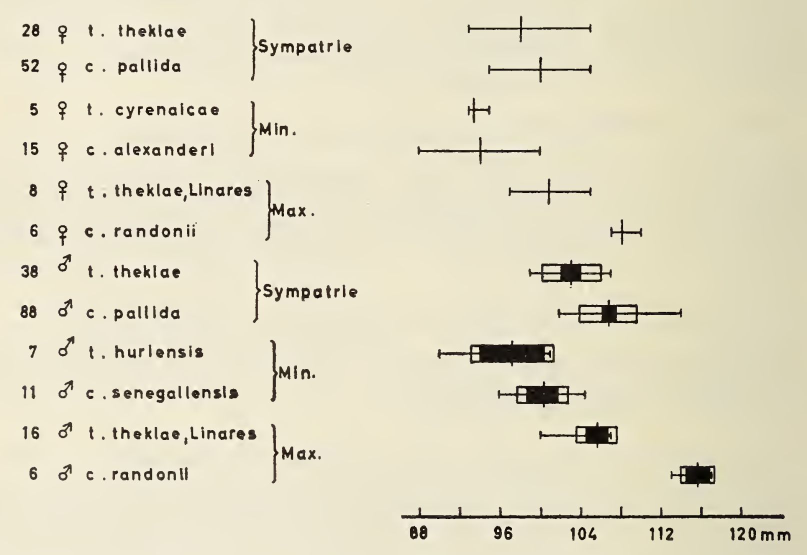


Abb. 1. Flügellänge der *Galerida*-Arten. (Zahlen vor dem Geschlechtssymbol geben die Anzahl der vermessenen Exemplare wieder.) Sympatrie: sympatrische Rassen der *Galerida*-Arten sind gegenübergestellt. Min.: kurzflügelige, nichtsympatrische Rassen sind gegenübergestellt. Max.: langflügelige, nichtsympatrische Rassen sind gegenübergestellt.

Im Diagramm zeigt der Querstrich die Lage des Mittelwertes an, der lange horizontale Strich gibt die Schwankungsbreite wieder, das schwarz umrandete Feld repräsentiert den Bereich der doppelten Streuung (± 2 s), das schwarz ausgefüllte Feld zeigt den Bereich des doppelten mittleren Fehlers des Mittelwertes an (± 2 m; $m = s/\sqrt{n}$; der doppelte mittlere Fehler entspricht annähernd dem Vertrauensintervall von 95 %. Für die ♀ wurden nur Schwankungsbreiten und Mittelwert errechnet.

langflügeligsten Populationen; dagegen sind die kurzflügeligsten kaum zu trennen. Die sympatrischen Populationen unterscheiden sich bei starker Überlappung immerhin deutlich in ihren Mittelwerten. Die artgemäßen Flügellängenunterschiede prägen sich bei den Männchen deutlicher als bei den Weibchen aus. Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über die Artunterschiede in der Flügellänge. Es handelt sich dabei um die in Abb. 1 dargestellten Populationen. (Max.: es sind die langflügeligsten, nicht sympatrischen Rassen der beiden *Galerida*-Arten verglichen; Min.: es sind die kurzflügeligsten, nicht sympatrischen Populationen verglichen; Sympatrie: hier wurden sympatrische Populationen aus Spanien verglichen.) Bei den Werten handelt es sich um das Mittel der Flügellänge der jeweiligen Population von *theklae*, ausgedrückt in Prozent, wobei der entsprechende Mittelwert von *cristata* = 100 % gesetzt ist:

♂ Max	*theklae*	=	91,3 %
♂ Min	"	=	97,0 %
♂ Sympatrie	"	=	96,6 %
♀ Max	"	=	93,3 %
♀ Min	"	=	99,4 %
♀ Sympatrie	"	=	99,1 %
Artunterschied im Mittel		=	95,8 %

Die Artunterschiede in der Flügellänge sind kleiner als die Geschlechtsunterschiede in diesen Maßen: Die Geschlechtsunterschiede betragen bei *cristata* etwa 6,8 %, bei *theklae* etwa 5,5 % (siehe S. 30).

2. Die verkürzte 10. Handschwinge (C. L. Brehm 1858)

Bei der Haubenlerche ist die 10. Handschwinge (HS) kürzer als die äußeren Handdecken (HDn). Bei der Theklalerche dagegen ist die 10. HS länger als oder gleichlang wie die HDn. Dieses Merkmal ist das beste Unterscheidungsmerkmal

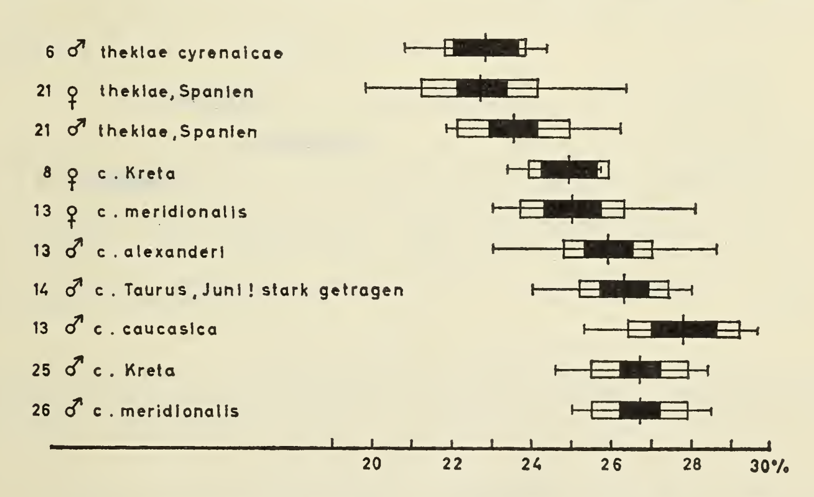


Abb. 2. Der Kipp'sche Handflügelindex (Distanz zwischen Spitze der letzten Armschwinge und der längsten Handschwinge in Prozent der Flügellänge, gemessen am zusammengelegten Flügel).

für die beiden Arten, gilt aber nicht für das Jugendkleid. Deshalb muß man bei Vögeln, die in der Jugendmauser stehen und besonders bei solchen, die schon bis auf die distalen HS durchgemausert haben, besonders vorsichtig sein. Ganz allgemein darf man sich bei mausernden Vögeln auf dieses Merkmal nicht verlassen. Neben dieser wichtigen Einschränkung sind noch einige Ausnahmen zu berücksichtigen: G. *cristata riggenbachi* aus Marokko hat entgegen der Regel

eine 10. HS, die von gleicher Länge wie die HDn ist. Diese Abweichung gibt Hartert (1910) als Rassenmerkmal an. Je zwei Theklalerchen aus Marokko und Spanien haben eine 10. HS, die kürzer ist als die HDn.

3. Die Flügelspitze (O. Kleinschmidt 1935)

Nach Kleinschmidt hat die Haubenlerche einen spitzeren Flügel als die Theklalerche. Kipp (1959) gibt als Werte für den Handflügelindex für die Haubenlerche 26—27 % an. Eigene Messungen nach der Kipp'schen Formel zeigt das Diagramm (Abb. 2)[1].

Das Diagramm zeigt, daß der Kipp'sche Handflügelindex ein gutes Artmerkmal ist. Der Artunterschied beträgt 13 %. Allerdings überschneiden sich die Extremwerte, so daß bei einem Individuum die Zuverlässigkeit gering ist. Außerdem ergibt sich ein markanter Geschlechtsunterschied. Der Index scheint nicht mit zunehmender Flügellänge zuzunehmen. Nur bei stark getragenem Gefieder (*G. c. Taurus*) liegt er etwas niedriger, weil die HS sich stärker abnutzen als die Armschwingen.

4 Die Flügelfläche

Zur Ermittlung der Flügelfläche gibt es verschiedene Methoden. Die beste Methode ist das Abzeichnen der Flügelfläche am frischtoten Vogel mit anschließendem Planimetrieren. Aber auch das Abzeichnen am lebenden Vogel oder an dem gespannten, getrockneten Flügel von Alkoholexemplaren liefert gute Ergebnisse. Endlich haben Dinnendahl und Kramer (1957) einen rechnerischen Weg angegeben (s. Abb. 3). In der folgenden Tabelle sind die verschiedenen Methoden der Flächenberechnung nebeneinandergestellt. Es handelt sich dabei jedesmal um ver-

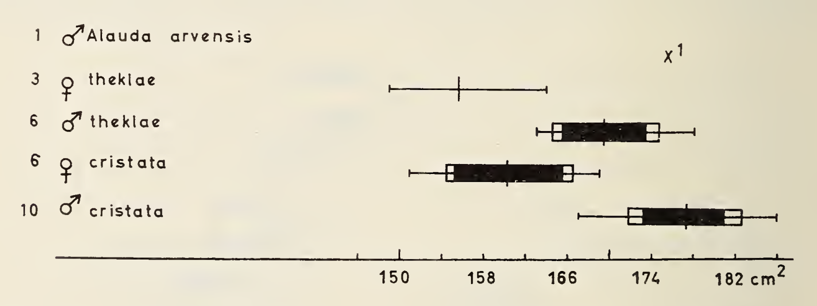


Abb. 3. Flügelflächen nach der Formel von Dinnendahl und Kramer (1957) berechnet.

schiedene Exemplare von *G. cristata*. Die Werte bedeuten in der Reihenfolge von links nach rechts: Zahl der untersuchten Exemplare, Schwankungsbreite, Mittelwert mit mittlerem Fehler des Mittelwertes, Variationskoeffizient $\left(V = \frac{100\,s}{M}\right)$.

Abzeichnen vom lebenden Vogel: 2 ♂: 190,7 cm²; 198,5 cm²
Abzeichnen von Alkoholexemplaren[2]: 4 ♂: 165,9—179,6 cm²; 174 ± 2,9 cm²; V: 3,3
Berechnung nach der Formel: 5 ♂: 172—186 cm²; 178,4 ± 2,2 cm²; V: 2,7
Abzeichnen von Alkoholexemplaren: 5 ♀: 153,3—174,2 cm²; 165,2 ± 2,7 cm²; V: 3,6
Berechnung nach der Formel: 6 ♀: 151—169 cm²; 160,5 ± 2,5 cm²; V: 3,7.

---

[1]) Kipp (1959) macht für andere Lerchenarten, die später diskutiert werden, folgende Angaben: *Eremophila alpestris flava* (2): 36—38 %. Eigene Messung: *Alauda a. arvensis* (6 ♂): 33—35,4 %; *Mirafra africana gobabibensis* (6 ♂): 15,7—19,2 %.

[2]) Minimum zu niedrig, wahrscheinlich fehlerhaft abgezeichnet.

Im Diagramm sind Vögel verschiedenster Herkunft vereinigt: *cristata* aus Deutschland, Spanien, Ägypten, Sudan; *theklae* aus Spanien, Mallorca, Marokko.

Der Geschlechtsunterschied (8—9 %) ist hier stärker als der Artunterschied (3—4 %) ausgeprägt. Bei der funktionellen Deutung dieses Befundes muß man an den Singflug der Männchen denken.

5. Die Flächenbelastung

Die Flächenbelastung ist das Verhältnis vom Lebendgewicht eines Vogels zur Fläche seiner beiden Flügel. Bei den beiden *Galerida*-Arten liegt die Flächenbelastung zwischen den Werten des Buchfinks (1,98 kg/m²) und des Haussperlings (2,76 kg/m²) (Meunier 1959 a). Es besteht ein deutlicher Artunterschied (9 %) (siehe Abb. 4). Das Diagramm zeigt ferner, daß die Weibchen eine höhere Flächenbelastung aufweisen, die durch das relativ höhere Gewicht (absolut niedriger) und eine kleinere Flügelfläche der Weibchen hervorgerufen wird. Die geringere Flächenbelastung der Männchen läßt sich funktionell mit der Beanspruchung beim Singflug erklären.

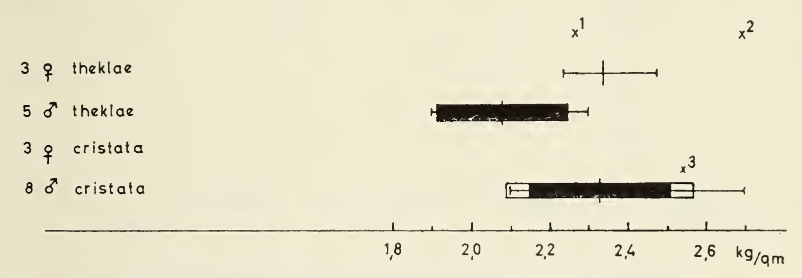


Abb. 4. Die Flächenbelastung (x^1 = 1 ♂ *Alauda arvensis*, x^2 = 1 ♂ *Mirafra africana*, x^3 = 3 ♀ *G. cristata*).

6. Der Zusammenhang zwischen Flügellänge und Schwanzlänge

Beim Flug funktioniert der Schwanz als Tragfläche und als Bremse (Fischer 1959). Das Verhältnis von Flügellänge und Schwanzlänge bei *G. cristata*, *G. theklae* und *G. malabarica* ist in Abb. 5 (doppelt logarithmisch) dargestellt. Bei den drei Arten nimmt die Schwanzlänge mit wachsender Flügellänge überproportional zu. Jede der drei Arten hat für dieses Verhältnis eine eigene Regressionskurve. Das ist ein Grund, sie als „gute Arten" anzusehen. Die Allometriekonstanten für *G. theklae* und *malabarica* unterscheiden sich nur geringfügig. Die Werte für *G. cristata* weichen deutlich ab.

7. Das Gewicht der *Galerida*-Arten

Die Mittelwerte des Gewichts sind deutlich verschieden. Jedoch überlappen sich die Verteilungen stark. Auch die Geschlechtsunterschiede sind gering. Siehe das Diagramm Abb. 6.

8. Der Zusammenhang zwischen Gewichtsbasis und Flügellänge

Meunier (1951) führte den Ausdruck „Gewichtsbasis" für die Kubikwurzel des Lebendgewichtes ein. Für die Auswertung haben wir alle Gewichtsdaten ohne Rücksicht auf die geographische Variation herangezogen. Das Kurvendiagramm (Abb. 7) läßt einen deutlichen Zusammenhang zwischen Gewichtsbasis und Flügellänge erkennen. Die in dem Diagramm verzeichneten Punkte wurden ermittelt, indem der Mittelwert der Flügellänge für die Angehörigen einer Gewichtsklasse errechnet wurde. In der hier gewählten logarithmischen Darstellung entspricht die Klassengröße nicht immer einem Gramm. Das Entsprechende gilt für die Flügellängenklassen in logarithmischer Darstellung. Aus dem Diagramm ergibt sich: Bei *G. cristata* und *G. theklae* wächst mit zunehmender Gesamtgröße das Gewicht

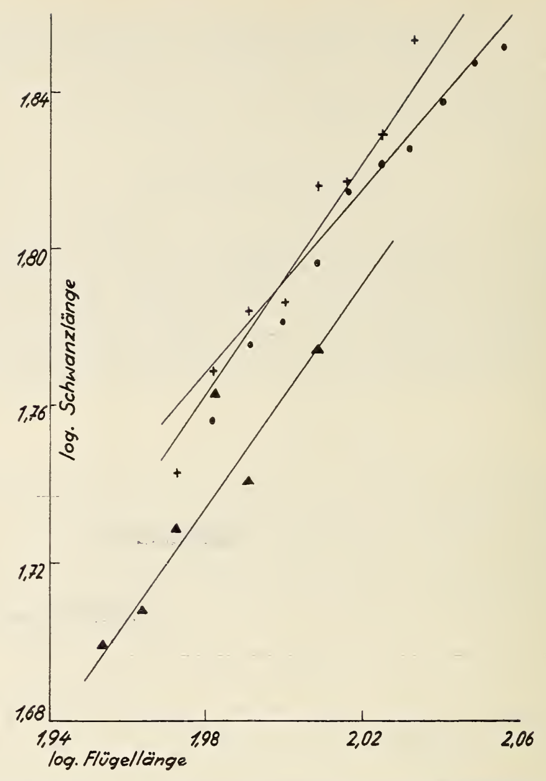


Abb. 5. Intraspezifische Allometrien. Schwanzlänge — Flügellänge für drei *Galerida*-Arten.

● = *G. cristata* ♂ (R = 1,246; b = 0,245)
+ = *G. theklae* ♂ (R = 1,513; b = 0,058)
▲ = *G. malabarica* ♂ (1,49; b = 40,061)
Jedes Zeichen repräsentiert den Mittelwert einer logarithmischen Größenklasse.

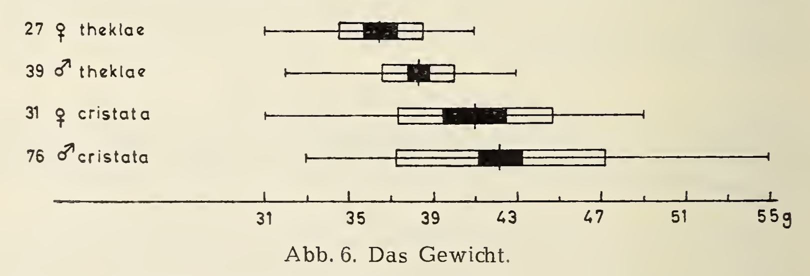


Abb. 6. Das Gewicht.

schneller als die Flügellänge. Im Vergleich zum Gewicht nimmt die Flügellänge langsamer zu als das Gewicht (negative Allometrie; $R < 1$). Haubenlerche und Theklalerche verhalten sich in dieser Beziehung sehr ähnlich, doch sind leichte (32—33 g) Haubenlerchen im Mittel langflügeliger als gleichschwere Theklalerchen. In den mittleren Gewichtsklassen (35—43 g) sind die Flügel der beiden Arten etwa gleich lang. In den oberen Gewichtsklassen (46—53 g) der Haubenlerche fehlen Theklalerchen. Wegen des steileren Kurvenverlaufes bei der Theklalerche müßten „überschwere" Theklalerchen längere Flügel haben als gleichschwere Haubenlerchen.

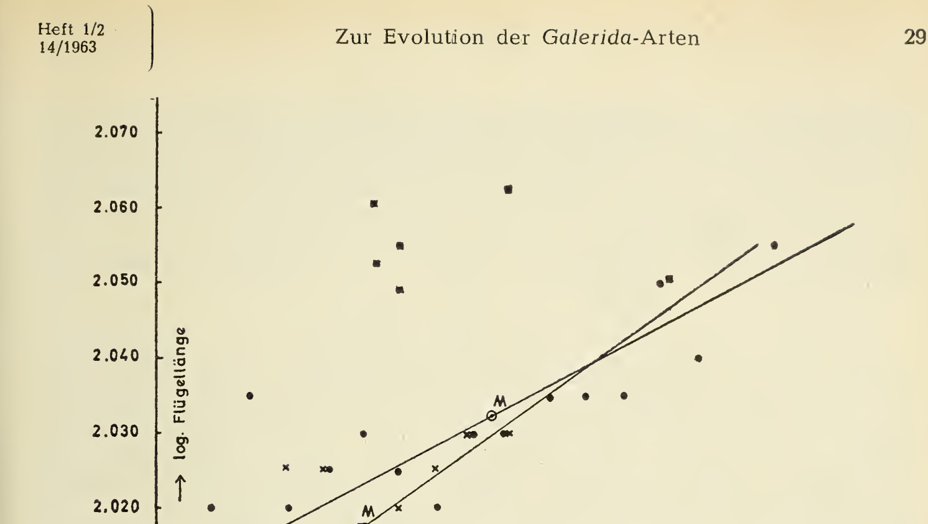


Abb. 7. Intraspezifische Allometrien. Gewichtsbasis — Flügellänge.
● = *G. cristata* ♂ (= Mittelwert)
× = *G. theklae* ♂ (= Mittelwert)
■ = *Alauda arvensis* ♂ (Allometrie nicht berechnet)

Kenngrößen der Allometriegeraden:

cristata: R = 0,55	(Regressionskoeffizient)	*theklae:*	R = 0,71
r = 0,81	(Korrelationskoeffizient)		r = 0,75
b = 7,2	(nicht größenabhängige Einflüsse)		b = 6,20

9. Die Schnabellänge

Als Schnabellänge wird hier die Entfernung zwischen Nasenloch und Schnabelspitze bezeichnet, während Vaurie (1951) den Schnabel von der Naht des Praemaxillare mit dem Nasale bis zur Schnabelspitze mißt. Meine Werte entsprechen etwa 70 % der von Vaurie angegebenen Maße. Haubenlerchen haben einen längeren Schnabel als Theklalerchen, doch überlappen sich viele Maße (siehe Diagramm Abb. 8). Der Mittelwert einer kurzschnäbligen Haubenlerchenpopulation (*alexan-*

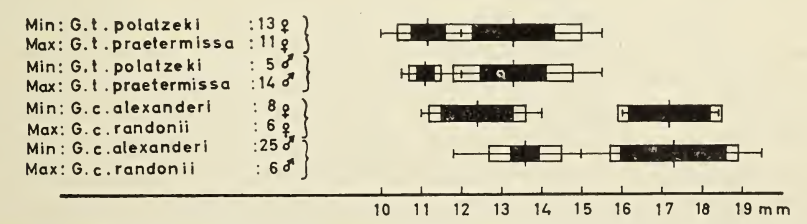


Abb. 8. Die Schnabellänge (gemessen vom Nasenloch). Min = kurzschnäbligste Rasse (links), Max = langschnäbligste Rasse (rechts).

deri) entspricht dem Mittelwert einer langschnäbligen Theklalerchenpopulation (*praetermissa*). Der Geschlechtsunterschied ist schwach ausgeprägt außer bei *alexanderi*. Bei der Theklalerche besteht die Tendenz, daß Weibchen längere Schnäbel als Männchen haben: bei drei der untersuchten zehn Theklalerchenrassen haben die Weibchen einen höheren Mittelwert der Schnabellänge als die Männchen; bei zwei weiteren Rassen sind die Mittelwerte gleich, und nur bei fünf Rassen haben die Männchen längere Schnäbel. In dem Diagramm (siehe Abb. 8) sind in einer Reihe die Werte der langschnäbligsten und der kurzschnäbligsten Populationen zusammengefaßt.

10. Die relative Schnabellänge

Die relative Schnabellänge, das Verhältnis der Schnabellänge (gemessen von der „Stirn" [Frontal-Praemaxillarnaht] zur Hirnschädellänge, ausgedrückt in Prozent [Hirnschädel = 100 %]), ist bereits als Feldkennzeichen (S. 22) genannt worden. 6 ♂ der Haubenlerche haben eine mittlere relative Schnabellänge von 99,1 %. Dagegen haben 6 ♂ der Theklalerche eine mittlere relative Schnabellänge von 80,3 %. Da für weitere Messungen ausreichendes Material fehlte, wurde die relative Schnabellänge am Skelett untersucht; sie bezeichnet hier das Verhältnis des Praemaxillare ohne Hornspitze) zur Hirnschädellänge, ausgedrückt in Prozent. Das Diagramm (Abb. 9) zeigt deutliche Artunterschiede.

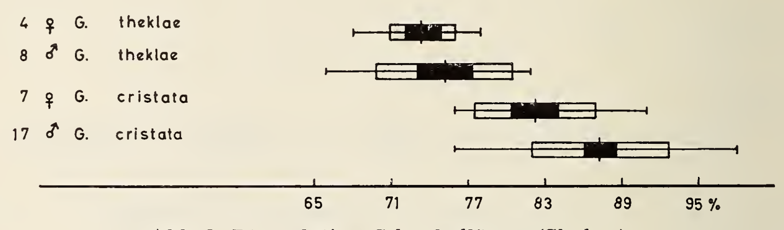


Abb. 9. Die relative Schnabellänge (Skelett).

11. Die relative Schnabeldicke (E. Hartert 1910)

Als Maß der relativen Schnabeldicke ist hier das Verhältnis zwischen der Breite des Oberschnabels und der Gesamtlänge des Schnabels gewählt worden. Die Breite des Oberschnabels wurde 10 mm von der Schnabelspitze entfernt gemessen; die Schnabellänge wurde vom Nasenloch gemessen.

Die relative Schnabeldicke ist in Prozent ausgedrückt (Schnabellänge = 100 %). Wie das Diagramm (Abb. 10) zeigt, ist die relative Schnabeldicke ein gutes Artmerkmal. Haubenlerchen haben schlanke Schnäbel (niedrige Werte relativer Schnabeldicke). Auf den dicken Schnabel der Theklalerche (hohe Werte relativer Schnabeldicke) hat als erster Hartert hingewiesen. Für Stücke beider Lerchen im Jugendkleid ist die relative Schnabeldicke ein wichtiges Merkmal (siehe S. 32). Auch für die Beurteilung von Bastarden dürfte dieses Maß eine bedeutende Rolle spielen.

c) Die Geschlechtsunterschiede

Bei Hauben- und Theklalerchen sind Männchen und Weibchen gleich gefärbt. Dagegen bestehen bei beiden Arten in den verschiedenen Meßwerten geschlechtsbedingte Größenunterschiede, doch überschneiden sich bei beiden die Minima der Männchen mit den Maxima der Weibchen. Wenn bei einem Balg das Geschlecht falsch oder überhaupt nicht bestimmt wurde, fällt es daher schwer, aus den Meßwerten das Geschlecht nachträglich zu erkennen. In der nachfolgenden Tabelle sind die Geschlechtsunterschiede für die behandelten Meßwerte zusammengestellt. Es wurden stets die Mittelwerte der Geschlechter miteinander verglichen und die Differenz

in Prozent ausgedrückt (Mittelwerte der Männchen = 100 %). Negative Werte deuten an, daß Weibchen höhere Mittelwerte aufweisen als Männchen. (Alle Werte in %.)

	cristata		*theklae*	
Flügellänge	*c. randonii*	6,9	*t.* Linares	4,7
Flügellänge	*c. pallida*	6,7	*t. theklae*	5,2
Kipp	*c. meridionalis*	6,8	*t. theklae*	3,5
Flügelfläche		10,4		8,8
Flächenbelastung		— 9,4		— 12,5
Gewicht		2,9		4,9
Schnabellänge	*randonii*	0,6	*praetermissa*	0
Schnabellänge	*alexanderi*	12,1	*polatzeki*	— 0,45
rel. Schnabellänge		6,2		2,3
rel. Schnabeldicke	*meridionalis*	— 12,7	*t.* Linares	— 7,9
rel. Schnabeldicke	*arenicola*	— 3,4	*superflua*	— 6,1
Geschlechtsunterschied im Mittel:		+ 6,6 % (— 9,5 %)		+ 4,2 % (— 6,8 %)

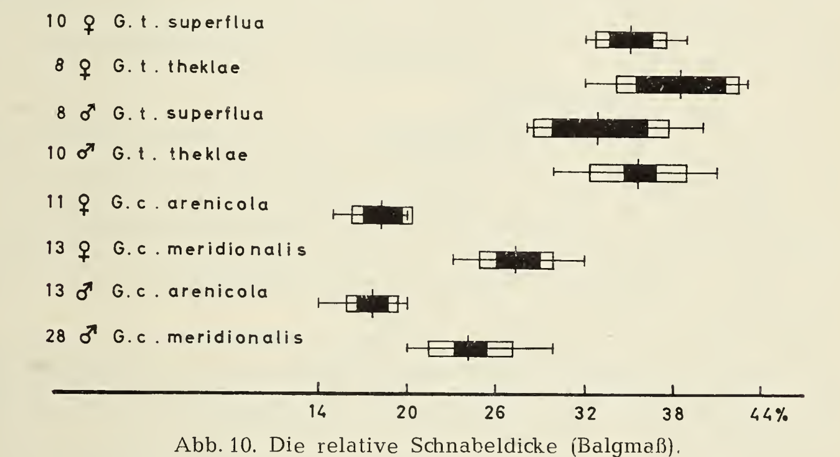


Abb. 10. Die relative Schnabeldicke (Balgmaß).

Die Männchen haben demnach längere und spitzere Flügel, größere Flügelflächen, geringere Flächenbelastung, höheres Gewicht, absolut und relativ längere und schlankere Schnäbel; allerdings besteht bei der Theklalerche in der Schnabellänge kein Geschlechtsunterschied. Im allgemeinen sind die Geschlechtsunterschiede bei der Theklalerche schwächer ausgeprägt.

d) Das Bastardproblem

Wenn zwei offenbar so nahe Verwandte und ähnliche Arten wie Haubenlerche und Theklalerche nebeneinander leben, so ist die Möglichkeit gegeben, daß sich Mischpaare bilden und deren Nachwuchs, die Bastarde, lebensfähig sind. Unter meinen aufgezogenen Lerchen bildete sich in einem großen Flugkäfig ein Mischpaar, Theklalerchenmännchen × Haubenlerchenweibchen. Das Männchen führte nur einen Teil der Balz aus (siehe S. 104). Es wurden auch Eier gelegt, die nach der Untersuchung von Dr. J. Szijj be-

fruchtet waren. Jedoch pickte das Weibchen die Eier unmittelbar nach der Ablage an, so daß kein Junges schlüpfen konnte.

Mit hoher Wahrscheinlichkeit sind *Galerida*-Bastarde lebensfähig. Dies läßt sich daraus schließen, daß Gefangenschaftsaufzuchten von Bastarden Haubenlerche × Feldlerche (Gattungsbastarde) zweimal gelungen sind (Pelzer 1902, v. Oertzen 1937).

Sind schon reine Exemplare von Hauben- und Theklalerche in freier Natur schwer zu unterscheiden, so ist es unmöglich, Bastarde zu erkennen, (Niethammer 1955 a) schildert, wie er in Spanien ein vermeintliches Paar erlegte, erst ein Männchen *cristata* und an der gleichen Stelle anschließend ein Weibchen *theklae*. Daß es sich in diesem Fall um ein Mischpaar handelte, läßt sich zumindest nicht ausschließen. Diese Angabe ist ein Hinweis darauf, daß in Spanien möglicherweise Bastarde vorkommen. Angesichts der Schwierigkeit, Bastarde in freier Natur zu erkennen, bleibt nur die Möglichkeit, das wissenschaftliche Balgmaterial auf Bastarde hin zu kontrollieren. Vaurie (1959) hat bei seiner Durchsicht der reichen New Yorker Sammlung keine Bastarde entdeckt, dagegen glaubt Voous (1960) Anzeichen von Bastardierung bei spanischen Bälgen (Sammler H. Grün) gefunden zu haben. Die verdächtigen Bälge habe ich auf die obengenannten Merkmale hin untersucht und alle Exemplare bis auf eines einwandfrei bestimmen können. Allerdings befanden sich darunter auch zwei Theklalerchen-Männchen (Coll. van Marle Nr. 6147, 6148), die die 10. HS kürzer als die Hdn hatten (Haubenlerchenmerkmal).

Das verdächtige Exemplar (Coll. van Marle Nr. 6086, ♀; Linares de Riofrio; 24. 11. 50; leg. H. Grün) weist folgende Maße auf: Fl. 102,0 mm; Flsp. 24,5 mm; Kipp 24 %; Schw. 62,0 mm; Schn. 13,5 mm; Schn. 20,5 mm; Br. 10 : 3,6 mm; rel. Dicke 26,7 %; 10. HS kürzer als Hdn (*cristata*!). Folgende Färbungsmerkmale wurden notiert: Bauch gelblich (*theklae*), Kropfflecken schwarz und scharf (*theklae*); Unterflügeldecken grau mit rötlichem Einschlag (*cristata-theklae*), Oberseite graudunkelbraun (*cristata-theklae*), Oberschwanzdecken fehlen. Flügellänge, Schnabellänge, relative Schnabeldicke sprechen für *cristata*. Vom gleichen Fundort haben Haubenlerchen 4 ♀ Fl. 102 mm. 2♀ Fl. 101 mm, 1 ♀ Fl. 103 mm. Jene 4 ♀ haben Schnabellängen von 13 (2), 13,5 und 14,0 mm.

Dagegen haben vom gleichen Fundort Theklalerchen 1 ♀ Fl. 101 mm, Schnabellänge 11,0 mm und 1 ♀ Fl. 103 mm, Schnabellänge 10,4 mm. Die Schwanzlänge liegt im Schwankungsbereich beider Arten; das gilt auch für den Kipp'schen Handflügelindexwert. Demnach überwiegen die Haubenlerchenmerkmale bei dem vermuteten Bastard.

Mit diesen mageren Befunden schließt die Behandlung des Problems ab. Die zweifellos entscheidende Frage nach der Existenz und Form der Isolationsmechanismen kann erst nach Abhandlung der oekologischen und ethologischen Eigenheiten der beiden Arten diskutiert werden.

e) Das Jugendkleid

Das Jugendkleid vieler Lerchenarten unterscheidet sich vom Alterskleid durch die weißlichen Federsäume auf der Oberseite des Vogels. Ein solches Jugendkleid tragen auch die *Galerida*-Arten. Die Artbestimmung von Vögeln im Jugendkleid ist sehr schwierig, da viele Merkmale, die bei adulten Lerchen ein gutes Kennzeichen abgeben hier unbrauchbar sind. So sind alle Größenwerte unbrauchbar, da sie bei Jungvögeln weniger artbedingt als altersbedingt sind. Auch die relative Länge der 10. HS hilft nicht, da diese bei Vögeln im Jugendkleid absolut und relativ länger als bei Altvögeln ist. Stresemann (1927) hat als erster auf diese ontogenetische Regel

hingewiesen. Von 12 Haubenlerchen im Jugendkleid hatten 8 Exemplare die 10. HS länger als die Hdn, bei 3 Ex. war sie kürzer, und bei einem Vogel war sie gleich lang.

Eine vorzügliche vergleichende Beschreibung des Jugendkleides der Theklalerche gibt C. L. Brehm (1858), die auf spanischem Material beruht. Die Beschränkung seines Materials mindert die Brauchbarkeit seiner Beschreibung zur Bestimmung außereuropäischer Theklalerchen. Brehm nennt als sicheres Theklakennzeichen die Dichte der Kropffleckung und die Rostfarbe der mittleren Steuerfedern. Diese Merkmale sind bei afrikanischen *Galerida*formen sehr variabel.

Als Bestimmungsmerkmal ist die relative Schnabeldicke geeignet: (siehe Diagramm Abb. 11). Eine fragliche Serie von 6 Exemplaren aus Gabes (Tunis) erweist sich danach als *cristata* bis auf ein Stück (Maximum der Serie), das wahrscheinlich zu *theklae* gehört (Mus. A. Koenig Nr. H V 1 b⁵ ξ).



Abb. 11. Die relative Schnabeldicke der *Galerida*-Arten im Jugendkleid.

C. Die Skelettmerkmale der *Galerida*-Arten

Den ersten Vergleich der Skelettanatomie der Zwillingsarten hat Mayaud (1931) durchgeführt. Ihm standen allerdings nur wenige Skelette zur Verfügung. Auch Verheyen (1958) hat für seine eingehende systematische Studie über die Alaudidae Skelette der Zwillingsarten vermessen. Die hier vorgelegte Untersuchung basiert auf 50 vermessenen Skeletten[1]). Bei der Auswertung der Messungen wurde die geographische Variation nicht berücksichtigt. Es wurden für die beiden Arten nur zwei Gruppen, Männchen und Weibchen, gebildet. Die Verteilung der Skelette nach Art, Herkunft, Alter und Geschlecht ist in folgender Tabelle zusammengestellt. Die eingeklammerten Skelette wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt.

cristata

2 ♂ *cristata*, Deutschland: Wörrstadt, Kr. Mainz, 23. 9. 56; cr. 9; cr. 11;

3 ♀ *cristata*, Deutschland: Niederingelheim/Rhein, Coll. Kleinschmidt 1508 = Gc 1; 1509 = Gc 2 ohne Geschlecht; Bonn, Wildfang aus Kiel 602.1;

(1 juv. Bonn, nestjung aufgezogen 1,5 Monate, cr. 2;)

---

[1]) Die Skelette stammen aus folgenden Sammlungen: Skelettsammlung Museum A. Koenig, Bonn: mit den Nummern 602.1 bis 602.12 und Nr. 7578 und 7498. Nr. Nc 1. Mt, Mt 4, Mt 5, Mt 8, Mt 9, Mc 1 Mc 2; Coll. Kleinschmidt, Museum A. Koenig, Bonn: 1508, 1509, 1538, 1539, 1540, 1541; Coll. Dr. M. Abs, Bonn: Nr. cr. 1 bis cr. 11; t 4 bis t 7; Coll. Dr. G. Eber; Essen: Skelett von Alauda arvensis.

6 ♂ *pallida*, Linares d. R., Salamanca, Spanien; April, Mai 56; Mai 57; cr. 3; cr. 4; cr. 5; cr. 6; cr. 7; cr. 8;

2 ♀ *pallida*, Linares d. R., Salamanca, Spanien; Mai 57; cr. 1; cr. 10;

2 ♂ *riggenbachi*, Sidi Bettache, Marokko; Dez. 58; Mc 1; Mc 2;

6 ♂ *maculata*, Abu Rawash/Kairo, Ägypten; Herbst 60, leg. H. Hoogstraal 602.3; 602.4; 602.6; 602.9; 602.12;

4 ♀ *maculata*, Daten wie oben; 602.7; 602.8; 602.10; 602.11;

1 ♂ *isabellina*, El Damer/Nil, Sudan, leg. Kollmannsperger, Okt. 59; 7598;

1 ♀ *isabellina*, Daten wie oben; 7578;

1 ♂ *alexanderi*, bei Gao/Niger, Dez. 58, leg. Niethammer, Nc 1.

theklae

5 ♂ *theklae*, Linares d. R., Salamanca, Spanien, leg. M. Abs, April, Mai 56, Mai 56, t 1; t 2; t 3; t 4; t 5;

2 ♀ *theklae*, Daten wie oben, Mai 56/57, t 6; t 7;

(3 ♂ *theklae*, Spanien, nestjung aufgezogen, in Bonn gestorben);

2 ♂? *polatzeki*, Mallorca, Frühjahr 27, leg. v. Jordans, ohne Geschlechtsangabe, nach der Flügellänge aber ♂; Coll. Kleinschmidt, 1540; 1541;

(1 ♀? *polatzeki*, Mallorca, Daten wie oben, ohne Geschlechtsangabe, wohl ♀, Coll. Kleinschmidt 1539);

(1 juv. *polatzeki*, Daten wie oben, Coll. Kleinschmidt 1538);

3 ♂ *ruficolor*, Sidi Bettache, Bir Idid Chavent, Marokko, Dez. 58; leg. Niethammer, Mt 3; Mt 5; Mt 8;

2 ♀ *ruficolor*, Sidi Bettache, Bir Idid Chavent, Marokko, Dez. 58; leg. Niethammer, Mt 4; Mt 9;

hinzu kommt eine kleine Serie von Brustbeinen.

Für die statistische Auswertung wurden folgende vier Gruppen gebildet: 18 ♂ *cristata*; 10 ♀ *cristata*; 10 ♂ *theklae*; 4 ♀ *theklae*. Zum Vergleich standen außerdem 1 ♂ *Alauda a. arvenis*, Deutschland leg. Dr. G. Eber) und 1 ♂ Mirafra *africana athi*, Arusha, Tanganjika, leg. Nagy zur Verfügung (602.2).

a) Der Schädel

Die Gesamtlänge des Schädels ist bei der Haubenlerche deutlich größer als bei der Theklalerche (siehe Diagramm Abb. 12). Der Hauptanteil des Größenunterschiedes entfällt dabei auf das Rostrum (siehe Abb. 13), während in der Orbitalregion und dem Abschnitt des Hirnschädels nur geringe Größenunterschiede vorliegen.

Wie schon Verheyen (1958) feststellte, eignet sich der Processus maxillopalatinus nicht zur Differenzierung von Arten. Der Vergleich von je drei Vertretern der beiden Galerida-Arten ließ keine Unterschiede erkennen.

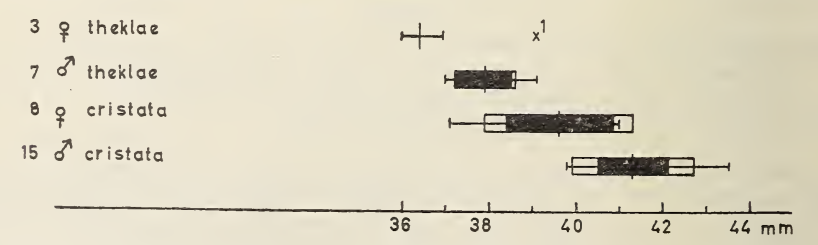


Abb. 12. Die Schädellänge (mit Hornschnabel). x^1 = 1 ♂ *Alauda arvensis*.

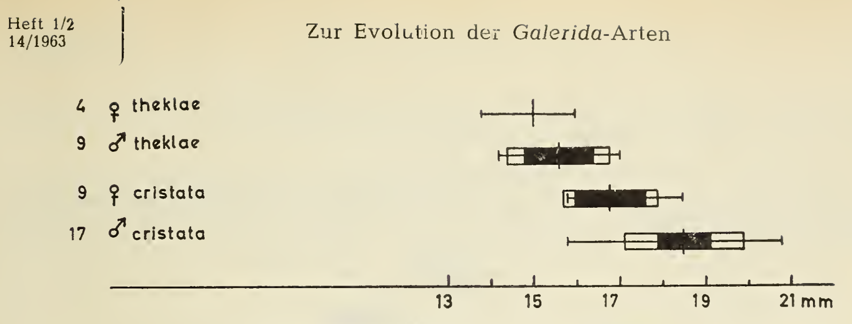


Abb. 13. Die Länge des Prämaxillare.

b) Die Wirbelsäule und andere Bezugsgrößen zum Skelettvergleich

1. Die Atlas-Sacrum-Länge

Meunier (1951) hat die Länge der Wirbelsäule, gemessen vom Atlas bis zum distalen Ende des Synsacrums (AS-Länge), als Bezugsmaß für Skelettmessungen eingeführt. Ein Nachteil dieses Maßes besteht darin, daß fast die Hälfte der AS-Länge auf die Halswirbelsäule entfällt. Die Halslänge spielt jedoch für die Körpergröße eines Vogels eine geringe Rolle. Im Gegensatz zum Gewicht (s. S. 27) überlappen sich bei der AS-Länge die Werte für Theklalerchenmännchen und Haubenlerchenweibchen in größerem Umfang (siehe Diagramm, Abb. 14).

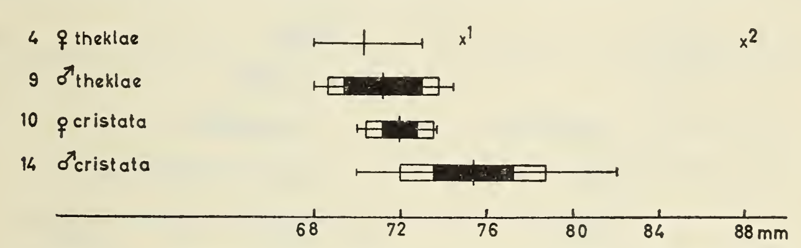


Abb. 14. Die Atlas-Sacrum-Länge. x^1 = 1 ♂ *Alauda arvensis*, x^2 = 1 ♂ *Mirafra africana*.

2. Die Rumpflänge

Auf Grund der obengenannten Einwendungen gegen die Verwendung der AS-Länge als Bezugsgröße hat Meunier (1959 b) als Bezugsgröße die Rumpflänge, die sich aus der AS-Länge unter Abzug der Halslänge ergibt, eingeführt. Die Rumpflänge läßt sich allerdings nur an frischtoten Vögeln messen. Da ich aber Alkoholmaterial verwende, habe ich dieses Maß nicht anwenden können.

3. Die Skelettsumme

Dinnendal und Kramer (1957) benutzen als Bezugsgröße eine Summe von 11 Skelettmaßen (Schädel, Sternum, Becken und Extremitätenknochen). Ein Nachteil dieser Methode liegt darin, daß oft ein Knochen durch Schußverletzung beim Erlegen zerstört ist und damit eine Lücke zur Errechnung der Skelettsumme klafft. Damit fällt ein Tier für den Skelettvergleich aus. Für spanische Vertreter der beiden Lerchen ergeben sich folgende Daten:

cristata	*theklae*
6 ♂: 245—254 mm; M: 248 mm	5 ♂: 234—243 mm; M: 238 mm

c) Das Sternum

Die crista sterni reicht bei der Haubenlerche rostralwärts bis in die Höhe der spina externa. Die Exostosen am processus lateralis anterior sind

bei der Haubenlerche häufig zu einer Spitze ausgezogen, bei der Theklalerche stumpf abgeschnitten.

1. Die crista sterni

Beim Vergleich der Maße fallen die deutlichen Geschlechtsunterschiede auf (siehe Diagramm Abb. 15).

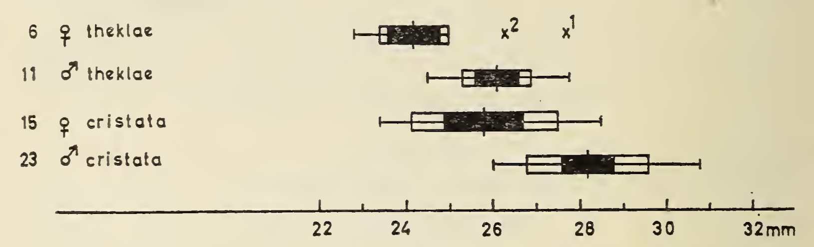


Abb. 15. Die Länge der crista sterni. x^1 = 1 ♂ *Alauda arvensis*, x^2 = 1 ♂ *Mirafra africana*.

2. Die Basislänge des Sternums

Das Maß wird vom caudalen Rand des Sternums in der Medianlinie zu einer Vertiefung nahe dem cranialen Rand des Sternums (Dorsalseite) genommen (siehe Abb. 16).

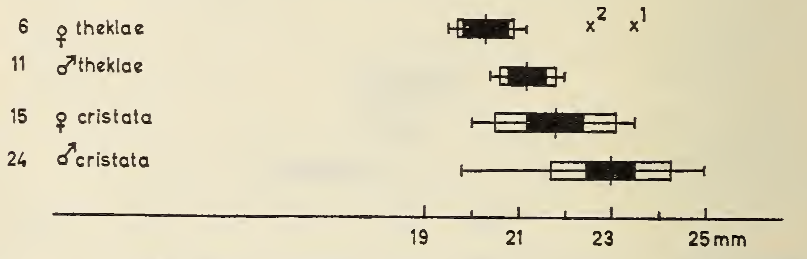


Abb. 16. Die Basislänge des Sternums. x^1 = 1 ♂ *Alauda arvensis*, x^2 = 1 ♂ *Mirafra africana*.

3. Der Breitenindex des Sternums

Der Breitenindex des Sternums ist das Verhältnis der Sternumbreite (gemessen am Ansatz der letzten Rippe) zur Höhe der crista sterni (gemessen von der Gelenkrinne des Coracoids). Die Werte der Haubenlerche liegen zum Teil unter 1. Das bedeutet, das die crista sterni höher als die Breite des Sternums an seiner schmalsten Stelle ist. Die Werte der Theklalerchen liegen alle über 1. Der Unterschied im Breitenindex zeigt die Tendenz der Haubenlerche zu einer großen Cristafläche an. Bei der Haubenlerche ist das Sternum für höhere Flugleistungen ausgebildet (siehe Abb. 17).

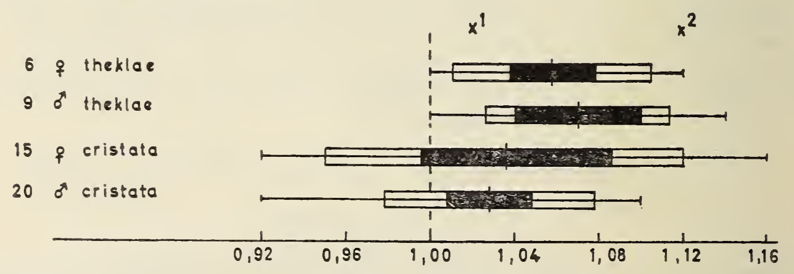


Abb. 17. Der Breitenindex des Sternums (Erklärung im Text). x^1 = 1 ♂ *Alauda arvensis*, x^2 = 1 ♂ *Mirafra africana*.

d) Das Flügelskelett

1. Der Humerus

Die crista lateralis des Humerus geht bei der Haubenlerche allmählich und sanft in den Schaft über; dagegen ist sie bei der Theklalerche abgestutzt und bildet eine Stufe. Die massigen Gelenkköpfe des Humerus der Haubenlerche fallen auf. Die Größenunterschiede sind auf dem Diagramm (Abb. 18) dargestellt.

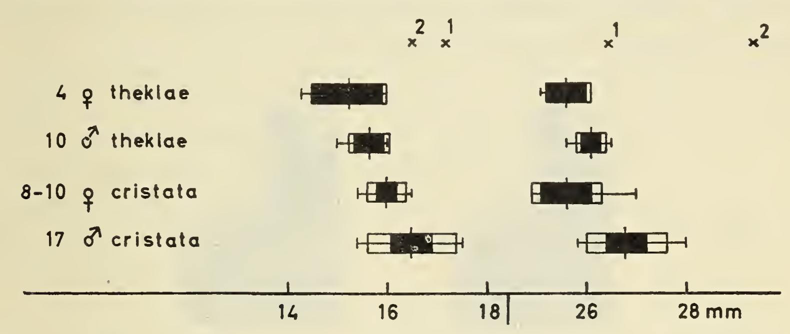


Abb. 18. Die Länge des Carpometacarpus (links) und des Humerus (rechts). x^1, x^2 wie in Abb. 17.

2. Die Ulna

Auffällige Gestaltunterschiede wurden nicht bemerkt. Die Längenunterschiede sind im Diagramm (Abb. 19) dargestellt.

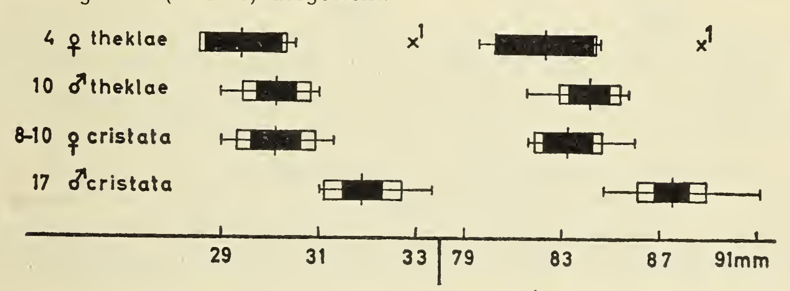


Abb. 19. De Länge der Ulna (lnks) und der Flügelskelettsumme (Humerus, Ulna, Carpometacarpus und Phalangen) (rechts). x^1 wie in Abb. 17.

3. Der Carpometacarpus und die Phalangen

Die Tuberositas muscularis des Carpometacarpus setzt bei der Theklalerche distaler an und ist eckiger als bei der Haubenlerche. Die Fissura intermetacarpalis steigt im distalen Teil bei der Theklalerche sanft an; dagegen senkt sie sich bei der Haubenlerche unvermittelt ein. Dieses Merkmal variiert in seiner Ausprägung individuell.

e) Die Proportionen des Flügelskeletts

Wenn auch der Gang der Evolution von einer kleinen *thekla*-ähnlichen Ausgangsform zur heutigen *cristata* nicht gesichert ist, erleichtert die Annahme, daß die Haubenlerche eine vergrößerte Theklalerche ist, die Darstellung der Proportionsverschiebungen. Eine allgemeine Erfahrung lehrt, daß Vögel mit hoher Flugleistung kurze Humeri besitzen. Ein schönes Beispiel liefert der Mauersegler (Dauerflieger), der einen kurzen, beinahe

schaftlosen Humerus aufweist. Mit der Größenzunahme der Haubenlerche hat sich die Flugleistung ebenfalls erhöht, wahrscheinlich sogar stärker als es die Größenzunahme allein erforderlich machte. In den absoluten Maßen ist der Humerus der Haubenlerche größer, aber sein Anteil am Flügelskelett beträgt nur 30,6 % (*theklae:* 31 %). Der zwischenartliche Größenunterschied macht am Humerus nur 2,7 % aus, am ganzen Flügelskelett dagegen 4 % (siehe Abb. 19 und 20).

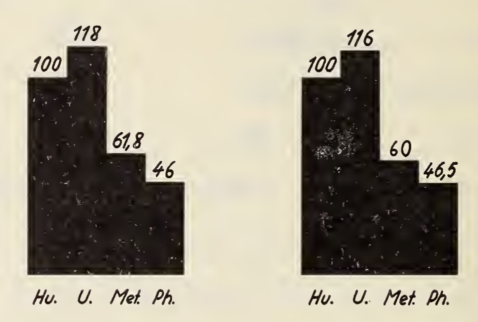


Abb. 20. Histogramm der Proportionen des Flügelskeletts. *G. cristata* ♂ (links), *G. theklae* ♂ rechts). Humerus = 100 %. (Hu = Humerus, U = Ulna, Met = Carpometacarpus, Ph = Phalangen.)

Bei den beiden Arten nehmen sowohl die Schwingenlänge (Balgmaß: Flügellänge) wie auch das Flügelskelett bezogen auf die Gesamtgröße (AS-Länge) im Vergleich zur Größenzunahme unterproportional zu[1]).

Die unterproportionale Schwingenzunahme hat Meunier (1951) zuerst für Möwen und Star nachgewiesen. Der Befund einer unterproportionalen Zunahme des Flügelskeletts widerspricht den Befunden an Möwen von Dinnendahl und Kramer (1957), die unter Bezug auf die Skelettsumme eine nahezu proportionale Vergrößerung feststellten (siehe Diagramm Abb. 21).

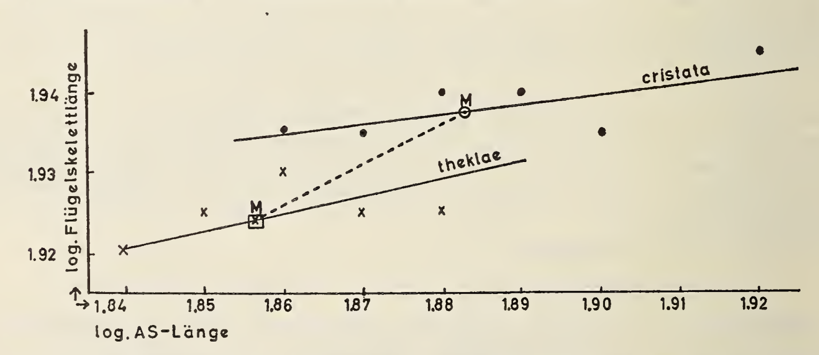


Abb. 21. Intraspezifische Allometrien. AS-Länge — Flügelskelettlänge. ● = *G. cristata* ♂. × = *G. theklae* ♂. Gestrichelte Linie: Verbindung der beiden Mittelwerte — Interspezifische Allometrie.

[1]) Bei der geringen Zahl der Messungen ist eine statistische Sicherung der Werte nicht möglich.

Kenngrößen der Allometriekurven:

cristata	R = 0,28	*theklae*	R = 0,54
	r = 0,44		r = 0,56
	b = 1,62		b = 1,36

f) Das Becken (Synsacrum)

Bei der Theklalerche sind die spinae ileocaudales deutlich nach innen gekrümmt; die der Haubenlerche verlaufen entweder gerade caudalwärts oder allenfalls nach innen gewinkelt. Der Abstand zwischen den Spitzen der spinae ist bei *theklae* gering, bei *cristata* aber groß. Die Nierenregion wölbt sich bei der Haubenlerche stark vor. Die fenestrae ileoischidiacae sind bei *theklae* größer, namentlich breiter als bei *cristata*.

In den Maßen finden sich nur in der Beckenlänge, nicht aber in der Beckenbreite, die kaum variiert, deutliche Artunterschiede (siehe Diagramm Abb. 22).

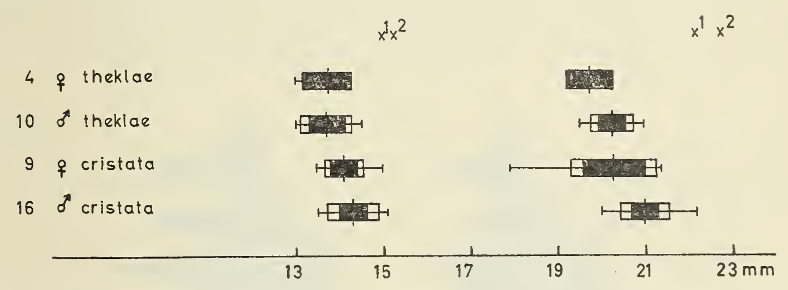


Abb. 22. Beckenbreite (links) und Beckenlänge (rechts). x^1, x^2 wie in Abb. 17.

g) Das Beinskelett

1. Das Femur (sehe Abb. 23)

Das Femur der Haubenlerche zeichnet sich durch den etwas stärkeren Trochanter major und den größeren Condylus internus vor dem der Theklalerche aus.

2. Der Tibiotarsus (siehe Abb. 24)

Der Tibiotarsus zeigt keine artlichen Besonderheiten.

3. Der Tarsometatarsus (siehe Abb. 23)

Am Tarsometatarsus fallen die breiten Gelenkköpfe der Haubenlerche auf. Bei der Theklalerche senkt sich vom hohen äußeren Hypotarsuskamm die cavitas glenoidalis sattelartig ein. Diese Einsenkung vermißt man bei der Haubenlerche.

4. Der Digitus III, die übrigen Zehenphalangen und die Krallen

Die Theklalerche hat kürzere Zehen mit stumpfen, gebogenen Krallen, während bei der Haubenlerche besonders die gestreckte, spitze Kralle des Digitus I auffällt. Die längere Mittelzehe und die gestreckten Krallen lassen sich als eine Anpassung an das Leben auf weichem, vorwiegend sandigem Boden deuten (siehe Abb. 24).

h) Die Proportionen am Beinskelett

Die artbedingten Längenunterschiede am Beinskelett sind geringer als an den übrigen Körperteilen. So unterscheidet sich die mittlere Femur-



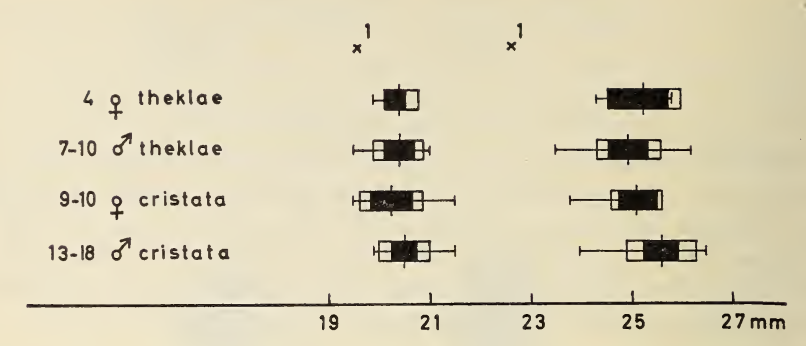


Abb. 23. Femurlänge (links) und Länge des Tarsometatarsus (rechts).



Abb. 24. Länge des Tibiotarsus (links) und des Digitus III mit Kralle (rechts). x^1, x^2 wie in Abb. 17.

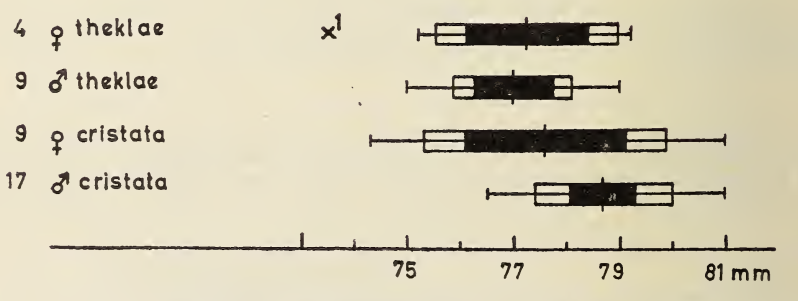


Abb. 25. Länge der Beinskelettsumme. x^1 wie in Abb. 17.

länge nur um 0,5 %. Bei einem absoluten Längenunterschied am Femur von 0,1 mm (nicht signifikant) ist der Anteil des Femur am Beinskelett (Summe von Femur, Tibiotarsus und Tarsometatarsus siehe Abb. 25) bei der Haubenlerche ein wenig gesunken (*cristata* 26,1 %; *theklae* 26,5 %). Ganz ähnlich wie beim Flügelskelett weist auch im Beinskelett der längste Knochen (Tibiotarsus) die stärksten Artunterschiede auf (3 %). Wenn der Haubenlerche eine höhere Wachstumsgeschwindigkeit zukommt, so ist die überproportionale Verlängerung der längsten Knochen verständlich (siehe Abb. 26).

Einen auffälligen artbedingten Größenunterschied weist ferner die Mittelzehe auf (5 %). Hierin äußern sich die verschiedenen Anpassungstendenzen der Zwillingsarten: Die mehr auf der Erde und vor allem auf weichem Boden lebende Haubenlerche hat eine längere Zehe ausgebildet, während die häufiger auf Büschen und Bäumen fußende Theklalerche, die vielfach steinigen Boden besiedelt, einen weniger spezialisierten Fuß besitzt. In den Ordnungsallometrien des Beinskeletts ähneln sich die beiden

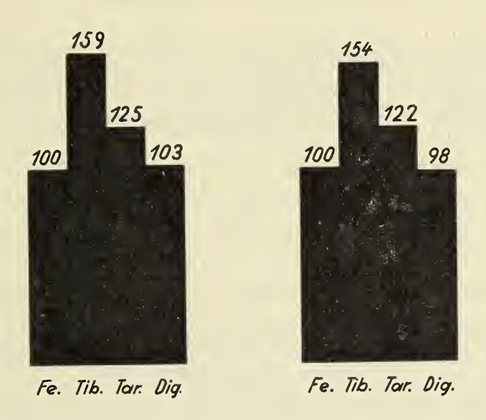


Abb. 26. Histogramm der Proportionen des Beinskeletts.
G. cristata ♂ (links), *G. theklae* ♂ (rechts). Femur = 100 %. (Fe = Femur, Tib = Tibiotarsus, Tar = Tarsometatarsus, Dig = Digitus III mit Kralle.)

Arten. Wenn auch jede Art eigene Allometriekurven aufweist, so ist doch auch bei Berücksichtigung des geringen Materials durchaus eine gemeinsame Allometriekurve denkbar. Die These, daß die Haubenlerche nur eine allometrisch vergrößerte Theklalerche ist, läßt sich schwer widerlegen. Der anatomische Vergleich zeigt, daß das feldornithologische Merkmal (Haubenlerche: kurzbeinig; Theklalerche: hochbeinig) nicht auf der Beinlänge beruht, sondern auf der verschieden gewinkelten Haltung der Beinknochen.

Das Beinskelett nimmt unterproportional zur AS-Länge zu. Jedoch verlaufen die Regressionsgeraden (Abb. 27) steiler als die für das Flügelskelett. Vielleicht läßt sich dieser Unterschied damit erklären, daß das



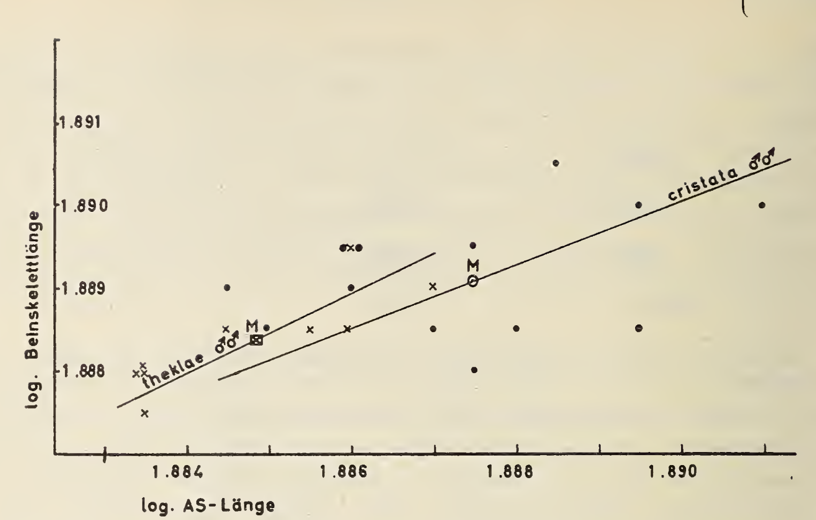


Abb. 27. Intraspezifische Allometrien. AS-Länge — Beinskelettlänge. ● = *G. cristata* ♂, × = *G. theklae* ♂, M = Mittelwert.

Beinskelett die ganze Beinlänge erfaßt, das Flügelskelett aber nur etwa die Hälfte der gesamten Flügellänge, da die Handschwingen noch hinzukommen. Die Kennwerte für die Regressionsgeraden betragen:

cristata	*theklae*
R = 0,367	R = 0,49
r = 0,343	r = 0,833
b = 5,7	b = 9,50

i) Geschlechtsunterschiede und Artunterschiede

Die folgende Tabelle stellt noch einmal die Geschlechtsunterschiede bei *Galerida cristata* und *G. theklae* zusammen; stets ist der Unterschied in Prozent der an den Männchen gemessenen Werte angegeben (♂ = 100 %)

	Geschlechtsunterschied		Artunterschied	
	cristata	*theklae*	♂	♀
Schädellänge	4,3 %	4,1 %	9,0 %	8,8 %
Praemaxillare	10,1 %	4,0 %	18,6 %	12,0 %
AS-Länge	4,7 %	1,3 %	5,9 %	2,4 %
crista sterni	9,3 %	7,9 %	8,1 %	6,6 %
Breitenindex Sternum	— 0,8 %	2,1 %	— 6,5 %	— 2,1 %
Flügelskelett	5,1 %	1,9 %	4,0 %	1,2 %
Beinskelett	1,5 %	— 0,3 %	2,2 %	0,4 %
Beckenlänge	3,6 %	2,5 %	3,9 %	2,8 %
Beckenbreite	1,3 %	— 0,4 %	4,4 %	2,7 %
Geschlechtsunterschied im Mittel:	4,3 %	2,6 %	7,0 %	4,6 %

Am auffälligsten ist der Geschlechtsunterschied in der Länge der crista sterni. Auch in der Schädellänge (basierend auf der Länge des Praemaxillare) ist ein merklicher Geschlechtsunterschied nachzuweisen. Im

Flügelskelett ist der Geschlechtsunterschied deutlicher als im Beinskelett, wo er bei der Theklalerche nicht festzustellen ist. Im Verhältnis zur Flügellänge (oder zur Gesamtgröße) haben Weibchen relativ längere Beine. Dies drückt sich deutlich im Index locomotion (Verheyen 1958) aus[1]):

cristata			*theklae*		
♂: 0,956	♀: 0,922	D: 3,6 %	♂: 0,934	♀: 0,910	D: 2,6 %

Die Werte für Weibchen sind also niedriger als die für Männchen. Als wichtigen Artunterschied müssen wir die unterschiedliche Ausprägung der Geschlechtsverschiedenheiten bei den beiden Spezies betrachten. Die geringe geschlechtliche Differenzierung bei der Theklalerche ist als ursprüngliches Merkmal zu deuten. Im Gegensatz zu den Ergebnissen bei den Balgmerkmalen übertreffen bei den Skelettmerkmalen die Artunterschiede die Geschlechtsunterschiede.

D. Die systematische Stellung der Zwillingsarten

a) Die Familie Alaudidae

Als erste haben Sclater (1930) und Stresenmann (1927—34) die Alaudidae an die Spitze der Unterordnung Passeres gesetzt und damit den Abweichungen der Alaudidae vom Singvogeltypus Bedeutung verliehen. Damit wurde die altgewohnte Stellung der Lerchen in der Nachbarschaft der Motacillidae (an der noch Berndt und Meise (1962) festhalten) oder der Fringillidae aufgegeben. Die Sonderstellung der Lerchen wird mit folgenden morphologischen Eigentümlichkeiten begründet: Die Laufseiten der Singvögel sind gewöhnlich mit einer Längsschiene bedeckt; die der Lerchen weisen demgegenüber eine Reihe rechteckiger Horntafeln oder Schilder auf (taxaspidianer Typ, Reichenow 1914). Der Laufquerschnitt ist bei Lerchen im Gegensatz zu anderen Singvögeln abgerundet (latiplantarer Typ, Stresemann 1934). Eigentümlicherweise besitzen die Lerchen nur einen rudimentär ausgebildeten Steg (Pessulus) in der Syrinx. Nur bei den Lerchen finden sich alle durch verschieden weit fortgeschrittene Reduktion der äußersten Handschwinge bedingten Übergänge zwischen einem Flügel mit 10 und 9 ausgebildeten Handschwingen. Dagegen herrscht in anderen Singvogelfamilien meist nur der eine oder der andere Typ (10 oder 9 Handschwingen) (Stegmann 1962).

b) Die verschiedenen Gattungen der Alaudidae

Die Zahl der anerkannten Gattungen der Lerchen schwankt zwischen 24 (+2) (Sclater, 1930) und 10 (Meinertzhagen, 1952).

[1]) Der Index locomotion ist das Verhältnis der Summe von Humerus, Ulna und Carpometacarpus zur Summe von Femur, Tibiotarsus und Tarsometatarsus. Für *Alauda arvensis* (1 ♂) ergibt sich: 1,04; für *Mirafra africana* (1 ♂) ergibt sich: 0,80. Verheyen gibt allerdings folgende Werte an: *G. cristata* (2 Ex): 0,94; 0,98; *G. theklae* (1 Ex): 0,90; *Alauda arvensis* (3 Ex.): 0,94—0,96!; *Corypha* (= *Mirafra*) *africana* (2 Ex): 0,76—0,80. Der Wert des Index locomotion sinkt unter 1, wenn das Beinskelett länger als das Flügelskelett ist.

Reichenow (1914) bündelt die Gattungen zu zwei Gruppen, eine mit 10, die andere mit 9 HS; 10 HS haben seine Gattungen *Certhilauda* (mit *Alaemon*), *Chersophilus* (*mit Pseudalaemon*), *Heterocorys*, *Mirafra*, *Pinarocorys*, *Ammomanes*, *Galerida* (mit *Heliocorys*, *Calendula*); *Lullula*; *Pyrrhulauda* = *Eremopterix*, *Rhamphocorys*, 9 HS haben *Alauda*; *Alaudula* = *Calandrella*; *Melanocorypha*; *Eremophila*; Stegmann (1962) rechnet noch *Rhamphocorys* zu den Lerchen mit 9 HS. Verheyen (1958) gliedert die Lerchen in 5 Tribus: *Mirafrini* (*Mirafra*), *Alaemonini* (*Ammomanes*, *Ammomanopsis*, *Eremalauda*, *Alaemon*), *Eremopterisini* (*Rhamphocorys*, *Eremopterix*), *Melanocoryphini* (*Melanocorypha*, *Calendula*, *Heliocorys*), *Alaudini* (*Galerida*, *Alauda*, *Lullula*, *Certhilauda*, *Chersophilus*, *Chersomanes*, *Pseudalaemon*, *Certhilauda*, *Calandrella*, *Heteromirafra*, *Spizocorys*, *Eremophila*).

Wenn wir Reichenow folgen, müssen wir *Galerida* und damit die hier untersuchten Arten *cristata* und *theklae* in die primitive Gruppe mit 10 HS einordnen. Innerhalb dieser Gruppe stellte *Galerida* eine höher entwickelte Gattung dar, da bei ihr die 10. HS reduziert ist. Folgen wir Verheyen und anderen Autoren, die die Verwandtschaft zwischen den Gattungen *Galerida* und *Alauda* betonen, so gehörte *Galerida* zu den abgeleiteten Formen. Um die Gattungsbeziehungen zu diskutieren, müssen aber erst einmal die Gattungsmerkmale und die Zahl der Arten, die zu *Galerida* zu rechnen sind, geklärt werden.

c) Die Gattung *Galerida*

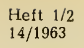
Als Boie (1828) die Gattung *Galerida* aufstellte, spaltete er die Linnésche Gattung *Alauda* auf. Boie gibt keine Gattungsbeschreibung. Nur aus der Wahl des Gattungsnamens (galerita von lat.: galea = Helm, mit einem Helm versehen) läßt sich erkennen, daß er die aufrichtbare, spitz zulaufende Federhaube auf dem Kopf als wichtigstes Gattungsmerkmal kennzeichnen wollte. Boie rechnete zu *Galerida* folgende vier Formen: *cristata*, *Alauda undata* = *G. c. cristata* (Südfrankreich); *Alauda cinerea* = *Calandrella cinerea*; *A. isabellina* Tem. = *G. cristata isabellina*.

Bei Sharpe (1890), der ebenfalls die Federhaube als Gattungsmerkmal benutzt, finden wir die drei klassischen *Galerida*-Arten: *cristata*, *theklae*, *malabarica*. Hartert (1910) fügt diesen Arten noch *Spizalauda deva* Sykes und *Heliocorys modesta* Heuglin hinzu. Meinertzhagen (1952) stellt außerdem noch *Calendula magnirostris* Stephens zu *Galerida*. Damit umfaßt die Gattung *Galerida* nach gegenwärtiger Auffassung 6 Arten, die auch bei Mayr und Greenwood (1960) unter *Galerida* aufgeführt sind. Solchermaßen sind alle Lerchen mit einer Federhaube in der Gattung *Galerida* vereinigt (die Federohren der Ohrenlerche (*Eremophila*) darf man nicht als Federhaube ansehen); bei *G. magnirostris* ist die Federhaube reduziert.

Weitere Gattungsmerkmale sind nicht bekannt.

d) Die *Galerida*-Arten

Die neben *G. cristata* und *G. theklae* zu *Galerida* gerechneten Arten sollen nur kurz besprochen werden; nur von *G. malabarica* habe ich Bälge vermessen können (siehe Abb. 28).





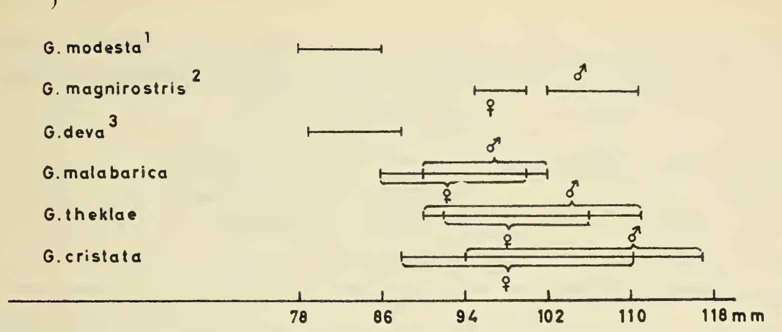


Abb. 28. Die Schwankungsbreite der Flügellänge bei den *Galerida*-Arten. 1 nach Chapin (1953), 2 nach Roberts (1946), 3 nach Baker (1926).

1. *Galerida modesta* (Heuglin)

Eine kleine rostbraune, oberseits schwarz gefleckte Art mit kurzem Schnabel und kurzer Haube. Die hellen Überaugenstreifen vereinigen sich im Nacken. Dieses Merkmal erinnert an die Heidelerche (*Lullula*). Auf steinigem Boden in der Savanne.

Verbreitung: Afrika von Guinea und Sierra Leone ostwärts bis zum weißen Nil und zum Bahr el Gazal und zum äußersten NW von Uganda, südwärts bis Kamerun und zum Nordrand des früheren Belgisch-Kongo.

2. *Galerida magnirostris* (Stephens)

Eine große graue, oberseits schwarz gefleckte Lerche mit kräftigem Schnabel; keine erkennbare Federhaube.

Verbreitung: Südafrika, von Kapstadt bis Transvaal, hauptsächlich in offenen Flächen des Binnenlandes.

3. *Galerida deva* (Sykes)

Eine kleine, kurzschnäblige Lerche mit langer Federhaube. Oberseite schwarz gefleckt, unterseits rostfarben mit wenigen Kropfflecken. Die 10. HS ist sehr kurz. Der Lauf ist ebenfalls kurz (18 mm).

Verbreitung: Indien, vom östlichen Punjab und den United Provinces im Norden bis Mysore und Madras im Süden und bis Cutch und Bombay im Westen.

4. *Galerida malabrica* (Scopoli)

Diese Art vereinigt Meinertzhagen (1952) mit *G. theklae*. Die Verwandtschaft mit *theklae* steht außer Zweifel. Auch eine tiergeographische Betrachtungsweise fordert diese Vereinigung. Dennoch bin ich dieser Auffassung nicht gefolgt. Im Falle einer Vereinigung erhält *G. malabarica* den Status einer Subspecies und steht damit im gleichen Rang wie viele Subspecies der Galerida-Arten, die sehr viel schwächer differenziert sind. Folgende Merkmale heben *G. malabarica* heraus: Im Vergleich zu *G. theklae* und *G. cristata* hat sie einen relativ kurzen Schwanz (Diagramm Abb. 5). Der Schnabel ist im Verhältnis zur Flügellänge lang und wirkt infolge der auffallend breiten Wurzel nicht seitlich komprimiert wie bei den beiden verwandten Arten. Die 10. HS ist bei *G. malabarica* in der Regel (6 von 7 Ex) kürzer als die Handdecken (*cristata*-Merkmal). In der Färbung ähnelt *G. malabarica* durchaus *G. theklae*, sie besitzt rostbraune Oberschwanzdecken und scharf abgesetzte Kropfflecken.

Verbreitung: Indien in einem etwa 100 km breiten Streifen von Ahmadabad und Guyarat im Norden an der Malabarküste entlang bis Tranvancore im Süden.

e) Diskussion der *Galerida*-Arten

Die Gesamtverbreitung der 6 Galerida-Arten umfaßt Afrika (mit Ausnahme Ostafrikas, des Kongobeckens und Angolas), Europa, Zentralasien

und Indien. Dieser Verbreitungstyp findet sich innerhalb der Lerchenfamilie nur bei der Gattung *Calandrella* wieder. Nebeneinander leben in den folgenden Gebieten folgende *Galerida*-Arten:

Südwesteuropa, NW-Afrika:	*G. cristata — G. theklae*
Westafrika:	*G. modesta — G. cristata*
Somalia, Kenia:	*G. cristata — G. theklae*
Indien, Norden:	*G. cristata — G. deva*
Indien, Zentrum, Süden:	*G. malabarica — G. deva*

Das Entwicklungszentrum der *Galerida*-Arten dürfte in Afrika am Fuße der aethiopischen Hochländer gelegen haben. Eine frühe Seitenlinie ist nach Südafrika vorgestoßen und hat dort eine Sonderentwicklung (Reduktion der Federhaube) durchgemacht: *G. magnirostris.* (Verheyen stellt *magnirostris* als eigene Gattung *Calendula* in die Unterfamilie der *Melanocoryphini*). Eine weitere frühe Seitenlinie wanderte in Westafrika ein und reduzierte ebenfalls die Federhaube (Andeutung vorhanden): *G. modesta,* die Verheyen in die Gattung *Calendula* und mit dieser zur Tribus der *Melanocoryphini* stellt. Eine Verwandtschaft von *G. modesta* zu *Lullula* erscheint diskutabel.

Indien wurde von den *Galerida*-Arten in drei Wellen besiedelt: Als erste kam *G. deva,* die in der stärkeren Reduktion der 10. HS als eine abgeleitete anzusehen ist. *Malabarica,* die nur den Westrand Indiens besiedelte, kam mit der ersten Welle der Stammform unserer Zwillingsarten. Als letzte wanderte die Haubenlerche aus Zentralasien nach Indien ein und differenzierte eine Subspecies *G. c. chendoola* in NW-Indien.

f) Die Verwandtschaft zwischen *Galerida* und *Alauda*

Verheyen kann keine wesentlichen anatomischen Unterschiede zwischen *Galerida* und *Alauda* feststellen (abgesehen von Unterschieden in der Blinddarmlänge). Deswegen faßt er *Galerida* als Untergattung von *Alauda* auf. Meine Untersuchungen ergaben ebenfalls nur geringe Skelettunterschiede: Der Schädel von *Galerida* ist massiger und stärker als der von *Alauda.* Das Sternum von *Galerida* ist kürzer und höher als das von *Alauda,* deren Beinskelett gegenüber *Galerida* verkürzt ist. Die Balzstellung der Feldlerche gleicht derjenigen der Haubenlerche auffallend (Stresemann 1956).

Auch die Sperrachen der beiden Lerchen ähneln einander.

Die erfolgreichen Kreuzungen (siehe S. 32) sprechen für eine nahe Verwandtschaft. Nur die Stimme weicht von der der Haubenlerche merklich ab.

Wägt man trennende und gemeinsame Merkmale gegeneinander ab, so läßt sich die Feldlerche als die spezialisiertere der beiden Lerchen (*Alauda* und *Galerida*) erklären.

Pleistozäne Funde der Feldlerche in Europa und Asien lassen eine Differenzierung in diesem Raum vermuten. Auch die Verbreitung ist vorwiegend palaearktisch. Als spezialisierte Merkmale bei *Alauda* fasse ich auf: Die Zuspitzung des Flügels (siehe S. 26), Reduktion der 10. HS, die Verlängerung des Flügelskeletts (siehe S. 43), die Ausbildung des Zugverhaltens, die Differenzierung des Singfluges zu einer besonders hohen Stufe, die Reduktion der Federhaube (vermutlich ein primitives Merkmal, da sie schon relativ früh in der Jugendentwicklung ausgebildet wird); die höhere Soziabilität im Winter, wenn sich Feldlerchen zu großen Schwärmen vereinigen, die Einengung der Biotopansprüche auf einen Wiesen-Rasen-Biotop und die klinale Variation.

Die Verwandtschaft von *Galerida-Lullula-Alauda* ist umstritten. Verheyen stellt außerdem noch eine anatomische Ähnlichkeit zwischen *Galerida* und *Chersophilus* fest.

g) Zusammenfassung über die Morphologie von *Galerida cristata* und *Galerida theklae*

Die geringen morphologischen Unterschiede zeigen deutlich, daß die beiden Galerida-Arten die Bezeichnung „Zwillingsarten" zu recht tragen. Die Schwankungen der Meßgrößen sind so groß, daß sich die Werte der beiden Arten im Einzelfall überlappen. Allerdings sind die Mittelwerte der Meßgrößen zumeist statistisch gesichert und weisen Artunterschiede in Größe und Proportionen auf. Die äußerst enge Verwandtschaft der beiden Arten ist so durch die Morphologie hinreichend gesichert. Wenn auch die Ähnlichkeit beider Arten so groß ist, daß *theklae*-♂ kaum von *cristata*-♀ zu unterscheiden sind, sind andererseits aber die nachgewiesenen Unterschiede doch hinreichend, um die beiden Arten auch morphologisch charakterisieren zu können.

Der Größenunterschied (insbesondere bei sympatrischen Formen) dürfte absolut genommen kaum als isolierender Faktor wirken (*theklae* — die kleinere Art), doch bringen die Geschlechtsunterschiede eine Differenzierung hervor, die folgendermaßen als isolierender Faktor wirksam werden könnte: Wählt ein *theklae*-♀ einen Partner, so erfüllt ein *theklae*-♂ die Bedingung „größer"; ein *cristata*-♂ könnte als „zu groß" abgelehnt werden; wählt ein *cristata*-♀ einen Partner, so erfüllt ein *theklae*-♂ die Bedingung „größer" nicht; dies ist nur bei einem *cristata*-♂ der Fall.

Wenn auch die Ergebnisse der Allometrieuntersuchungen mit dem Vorbehalt anzunehmen sind, daß das ausgewertete Material verhältnismäßig gering gewesen ist, so lassen sie doch den Schluß zu, daß man die Haubenlerche rein formal als eine negativ allometrisch vergrößerte Theklalerche beschreiben könnte. Da es viele Beispiele dafür gibt, daß mit der Evolution von Formen auch eine Vergrößerung verbunden ist, könnte man die allometrische Beschreibung der Zwillingsarten als Deutung ihrer Evolution akzeptieren. Die These, daß der Gang der Evolution bei den Zwillingsarten von einer *theklae*-ähnlichen Stammform zur „spezialisierten" *cristata* abgelaufen ist, wird dadurch gestützt, daß sich bei den

Galerida-Arten in beschränktem Umfang nachweisen läßt, was an Differenzierungen zwischen den allgemein als primitiv angesehenen Baumlerchen (*Mirafra*) und der allgemein als abgeleitet aufgefaßten Ohrenlerche (*Eremophila*) oder der Feldlerche (*Alauda*) aufgetreten ist: Zuspitzung des Flügels, Reduktion der 10. HS; Verlängerung des Flügelskeletts, Verkürzung des Beinskeletts. Bei den Zwillingsarten kommt noch die Vergrößerung des Geschlechtsunterschiedes hinzu.

Die auffälligsten Unterschiede zwischen den Zwillingsarten finden sich am Schädel in der Maxillarregion. Diese Unterschiede sind als Anpassung des Schnabels an verschiedene Ernährungsweisen zu deuten.

Bei der morphologischen Untersuchung der Zwillingsarten ist die geographische Variation weitgehend unberücksichtigt geblieben, vor allem deshalb, weil sie verwickelt ist und eine Behandlung in einem eigenen Kapitel rechtfertigt.

Schrifttum

Baker, E. C. S. (1926): The Fauna of British India. Birds, vol. III. — London 2. Aufl.

Berndt, R., und W. Meise (1958): Naturgeschichte der Vögel. — Stuttgart. Bd. II.

Bernis, F. (1945): Aves de Ledesma, ... — Bol. Roy. Soc. Esp. Nat. Hist. **43**, p. 93—145.

Boie, F. (1828): Bemerkungen über mehrere Vogelgattungen. — Okens Isis p. 312.

Brehm, A. E. (1857): Vorläufige Zusammenstellung der Vögel Spaniens. — Allg. Nathist. Ztg. p. 431—489.

Brehm, C. L. (1858): Etwas über Haubenlerchen. — Naumannia **8**, p. 204—213.

Chapin, J. P. (1953): The birds of the Belgian Congo. Part. Three. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. vol. 75 A. — New York.

Dinnendahl, L., und G. Kramer (1957): Über größenabhängige Änderungen von Körperproportionen bei Möven. — J. Orn. **98**, p. 282—312.

Fisher, H. I. (1959): Some functions of the rectrices and their coverts in the landing of pigeons. — Wilson Bull. **71**, p. 267—273.

Hartert, E. (1907): Ein allgemein vergessener Artikel. — Zool. Ann. Z. Geschichte Zoologie **3**, p. 64—68.

— (1910): Die Vögel der Palaearktischen Fauna. — Berlin Bd. **1**, p. 226.

Kleinschmidt, O. (1935): Katalog meiner ornithologischen Sammlung. — Halle.

Kipp, F. A. (1959): Der Handflügel-Index als flugbiologisches Maß. — Vogelwarte **20**, p. 77—86.

Mayaud, N. (1931): Observations ornithologiques en Rousillon. — Alauda Ser. II. **3**, p. 511—552.

Mayr, E., and J. C. Greenwood (ed. s) (1960): Checklist of the birds of the world. — vol. 9. Cambridge, Mass.

Meinertzhagen, R. (1952): Review of the Alaudidae. — Proc. Zool. Soc. London **121**, p. 81—132.

Meunier, K. (1951): Korrelation und Umkonstruktion in den Größenbeziehungen zwischen Vogelflügel und Vogelkörper. — Biol. gen. **19**, p. 403—443.

— (1959 a): Die Allometrie des Vogelflügels. — Z. wiss. Zool. **161**, p. 444—482.

— (1959 b): Die Größenabhängigkeit der Körperform bei Vögeln. — Z. wiss. Zool. **162**, p. 328—355.

Niethammer, G. (1955): Zur Kennzeichnung von *Galerida cristata* und *Galerida theklae*. — J. Orn. **96**, p. 411—417.

Oertzen, J. v. (1937): Mischlingszucht Feldlerche × Haubenlerche. — Gef. Welt **66**, p. 86—88.

Pelzer, F. (1902): Notiz. — Jber. Westf. Prov.-Ver. Münster **30**, p. 39.

Reichenow (1914): Die Vögel. Handbuch der systematischen Ornithologie. — Bd. II. Stuttgart.

Roberts, A. (1946): The birds of South Africa. — London 5. Aufl.

Sclater, W. L. (1930): Systema avium aethiopicarum. — Part 2. London.

Sharpe, R. B. (1890): Catalogue of the birds of the British Museum. — vol. **13**, London.

Stegmann, B. (1962): Die verkümmerte distale Handschwinge des Vogelflügels. — J. Orn. **103**, p. 50—85.

Stresemann, E. (1927—1934): Aves, Handbuch der Zoologie. — Bd. 7. II. Berlin.

— (1956): Schaubalz der Feldlerche. — J. Orn. **97**, p. 441.

Vaurie, Ch. (1951): A study of Asiatic Larks. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **97**, p. 431—526.

— (1959): The Birds of the palearctic Fauna. Passeriformes. — London.

Verheyen, R. (1958): Contribution à l'anatomie de base et à la systematique des Alaudides. — Alauda **26**, p.1 —25.

Voous, K. H. (1960): Atlas van de Europese Vogels. — Amsterdam p. 185.

II. Verbreitung und geographische Variation der *Galerida*-Arten

Die Verbreitung der *Galerida*-Arten ist auf Karten (Abb. 29 und Abb. 37) dargestellt. Die Haubenlerche bewohnt weite Gebiete der Alten Welt. Dagegen hat die Theklalerche zwei getrennte Areale in Afrika und im westlichen Mittelmeergebiet besiedelt.

Beide Arten gliedern sich in zahlreiche geographische Subspecies. Diese Formen unterscheiden sich auffällig in der Färbung, weniger deutlich in der Größe, die an der Flügellänge abzulesen ist.

Die kryptische Färbung der *Galerida*-Arten ist bekannt. Vor allem die Oberseitenfärbung der Lerchen stimmt mit der Farbe des Bodens, auf dem sie leben, gut überein. Diese Farbanpassung der Lerchen an die Bodenfarbe ist vor allem dort sinnvoll, wo die Vegetation so licht ist, daß der nackte Boden die Farbe der Landschaft bestimmt. Dies trifft besonders für den Biotop der beiden *Galerida*-Arten in Afrika zu. Damit eine Farbanpassung sich vorteilhaft auswirken kann, muß eine möglichst große Standorttreue hinzutreten. Gerade in Afrika, wo die kryptische Färbung der *Galerida*-Arten stark ausgeprägt ist, sind diese Arten in hohem Maße standorttreu.

Fundortliste zur Verbreitungskarte von *Galerida cristata* (Abb. 29)[1])

1. Ladugardsgarde i. Stockholm (Schweden) Holmström u. a. 1942. p. 195. A.
2. Orebro (Schweden) Nerike 1957. p. 130. A.
3. Boras (Schweden) Rösiö 1952. p. 217. A.

---

[1]) Abkürzungen: A. = Altvögel zur Brutzeit
J. = Jungvogel
N. = Nestfund oder Gelegefund.

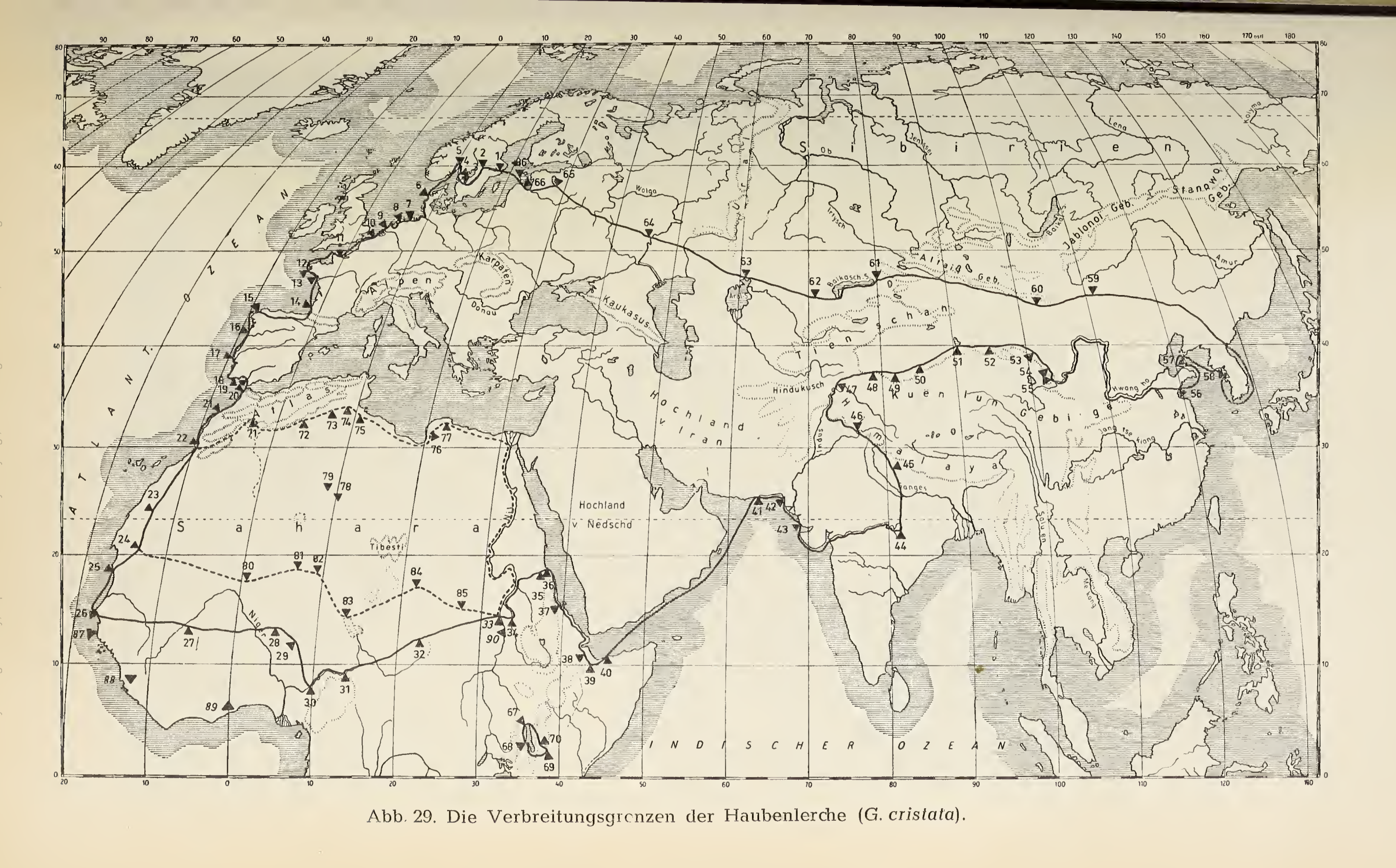


Abb. 29. Die Verbreitungsgrenzen der Haubenlerche (*G. cristata*).

4. Lysekil (Schweden) Holmström u. a. 1942. p. 201. N.
5. Oslo (Norwegen) Lovenskiold 1947. p. 144. N.
6. Thorsminden (Dänemark) Peddersen 1950. p. 34. A.
7. Norddeich (Deutschland) Goethe 1958. briefl. J.
8. Leeuwarden (Niederlande) Voous 1960. briefl. N.
9. Hoek van Holland (Niederlande) Hellebrekers 1935. p. 23. N.
10. Knocke sur mer (Belgien) Lippens 1945. p. 1. N.
11. Dunes de Calvados (Frankreich) Olivier 1938. p. 199. N.
12. Finistere (Frankreich) Lebeurier 1934. p. 453. N.
13. Montoir (Frankreich) Donaud 1949/50. p. 37. N.
14. Vieu Boucau (Frankreich) Mayaud 1941. p. XXIX. A.
15. La Coruña (Spanien) Ticehurst + Whistler 1928. p. 671. A.
16. Vian(n)a (Portugal) Tait 1924. p. 50. A.
17. Cascaes (Portugal) Tait 1924. p. 50. N.
18. Lagos (Portugal) Jordans + Steinbacher 1941. p. 200. A.
19. Coto Doñana (Spanien) Mountfort 1958. p. 220. N.?
20. Tanger (Marokko) Coll. Mus. Berlin. A.
21. Mazagan (Marokko) Coll. Mus. Koenig Bonn. A.
22. Sous-Mündung (Marokko) Heim de Balsac 1954. p. 145. A.
23. Sbayera (Rio de Oro) Valverde 1957. p. 242. A.
24. Atar (Mauretanien) Heim de Balsac 1954. p. 145. N.
25. Nouakshott (Mauretanien) Dekeyser 1954. p. 1268. A.
26. Nianing (Mauretanien) Coll. Brit. Mus. A.
27. San (Nigerterritorium) Bates 1930. p. 302. J.
28. Jassaura (Nigeria) Hartert 1886. p. 582. A.
29. Kano (Nigeria) Hartert 1921. p. 128. A.
30. Ibi (Nigeria) Bannerman + Bates 1924. p. 257. A.
31. Garua (Kamerun) Coll. Mus. Berlin. A.
32. Abeché (Tschad) Malbrant 1952. p. 448. A.
33. Schebesha (Sudan) Witherby + Sclater 1901. p. 606. A.
34. Wad Medani (Sudan) Butler 1905. p. 309. A.
35. Erkowit (Sudan) Sclater 1918. p. 606. A.
36. Port Sudan (Sudan) Sclater 1918. p. 606. A.
37. Massaua (Eritrea) v. Zedlitz 1911. p. 501. N.
38. So-Omadu (Somalia) Coll. Brit. Mus. A.
39. Boramo (Somalia) Coll. Meinertzhagen. A.
40. Berbera (Somalia) Coll. Brit. Mus. A.
41. Hingol (Afghanistan) Laubmann 1914. p. 22. A.
42. Karachi (Pakistan) Ticehurst 1923. p. 18. N.
43. Kutch (Pakistan) Salim Ali 1945. p. 62. N.
44. Raipur (Indien) Baker 1926. p. 344. N.?
45. Lucknow (Indien) Jesse 1902. p. 564. N.
46. Kangra (Indien) Whistler 1926. p. 738. N.
47. Gilgit (Kaschmir) Scully 1881. p. 583. A.
48. Sanju (Kuen-lun, Turkestan) Hellmayr 1929. p. 368. N.
49. Nija (Turkestan) Bianchi 1905. p. 348. N.
50. Tschertschen (Turkestan) Bianchi 1905. p. 348. A.
51. Lob-nor (Turkestan) Bianchi 1905. p. 348. A.
52. Sa-tschu (Turkestan) Deditius 1886. p. 527. A.
53. Kantschou (China) Bangs + Peters 1928. p. 370. A.
54. Dsa kou (China) Stresemann 1937. p. 492. A.
55. Heituitse (China) Stresemann 1937. p. 492. A.
56. Lingshanwei (China) Shaw 1938. p. 188. A.
57. Dany (Mandschurei) Meise 1934.
58. Seoul (Korea) Austin 1948. p. 172. N.
59. Ude (Mongolei) Koslowa 1933. p. 82. N.
60. Kol Bukte (Mongolei) Koslowa 1933. p. 82. N.
61. Bakanas (UdSSR) Dementiev + Gladkov 1954. p. 540. N.
62. Tschu (UdSSR) Dementiev + Gladkov 1954. p. 540. N.
63. Nordufer des Aralsees (UdSSR) Dementiev + Gladkov 1954. p. 540. N.
64. Saratow (UdSSR) Domaniewski 1916. p. 47. N.
65. Pskow (UdSSR) Grote 1921. p. 25. N.
66. Kanjar-See (UdSSR) Grosse 1942. p. 85. N.

Exklave:
67. Todenyang (Kenia) Coll. Meinertzhagen. A.
68. Lodwar (Kenia) Coll. Meinertzhagen. A.
69. Marsabit (Kenia) Coll. Meinertzhagen. A.
70. Hor(r) (Kenia) Friedmann 1937. p. 29. J.

Sahara:
71. Outat el Hadj (Marokko) Bedé 1927. p. 69. A.
72. Ghardaia (Algerien) Hartert 1915. p. 74. A.
73. Bled el Ahmar (Algerien) v. Zedlitz 1913. p. 172. A.
74. Nefta (Tunesien) Lavauden 1924. p. 73. A.
75. Foum Tatahouine (Tunesien) Lavauden 1924. p. 71. A.
76. Er Regima (Libyen) Hartert 1923. p. 10. N.
77. Zavia (Libyen) Festa 1925. p. 7. A.
78. Gat (Rhat) (Libyen) Moltoni 1934. p. 362. A.
79. Ft. Polignac (Algerien) Lavauden 1926. p. 321. A.
80. Tabarreshat (Niger) Bates 1934. p. 442. A.
81. In Abbangarit (Niger) Niethammer 1955. p. 57. A.
82. Aouderas (Air) Hartert 1924. p. 40. J.
83. Ngigmi (Tschad) Lavauden 1926. p. 505. A.
84. Fada (Tschad) Niethammer 1955. p. 56. A.
85. Meidob (Sudan) Lynes 1924. p. 699. A.

Exklave: Ostsee:
86. Oesel (UdSSR) Szeliga-Mierceyewski 1922. p. 222. N. sporad.

Ergänzungen:
87. Bathurst (Gambia) Shelley 1902. p. 108. A.
88. Sierra Leone. Shelley 1902. p. 108. A.
89. Accra (Ghana) Reichenow 1875. p. 43. A.
90. Fazogloa (Sudan) Shelley 1902. p. 110. A.

Kryptische Färbung ist als Ergebnis eines Ausleseprozesses anzusehen. Dafür bringt Cott (1957) viele Beispiele. Der kryptisch gefärbte Vogel genießt einen erhöhten Schutz vor optisch sich orientierenden Feinden. Bei den *Galerida*-Arten kommt nach Beobachtungen von Meinertzhagen (1952) und Magenuntersuchungen von Blanchet (1951) als solcher Feind vor allem der Feldeggsfalke (*Falco biarmicus*) in Betracht. Tagraubvögel sind somit für den Selektionsdruck verantwortlich, der zur Ausbildung der kryptischen Färbung bei den *Galerida*-Arten geführt hat. Diese Lerchen legen sich allerdings bei Verfolgung nicht platt auf den Boden, sie „drücken" sich nicht, sondern selbst Jungvögel, die noch nicht völlig flügge waren, liefen vor mir davon und verkrochen sich im Gestrüpp, als ich sie zu fangen versuchte. Wenn nun auch das „Sich-drücken" dem verfolgten Vogel zusätzlichen Schutz vor Bodenfeinden zu bieten scheint, so ist doch auch ein laufender Vogel, der kryptisch gefärbt ist, aus der Luft immer noch schwer zu entdecken.

Die Oberseitenfärbung von *Galerida* variiert zwischen hellgrau, braun, rostrot und schwärzlich. Vaurie (1951) gibt in einer Tabelle eine Übersicht über die Übereinstimmung der Oberseitenfärbung bei *Galerida* mit der Bodenfarbe.

Wie schon gesagt, ist die kryptische Färbung der *Galerida*-Arten in Afrika, dem Verbreitungsgebiet des Feldeggsfalken, besonders ausgeprägt, viel weniger jedoch dagegen in Asien, wo der Würgfalke (*Falco*

cherrug) den Feldeggsfalken oekologisch vertritt. Das könnte damit zusammenhängen, daß der Würgfalke mehr in licht bewaldetem Gelände jagt, in dem Haubenlerchen fehlen. Ferner sind asiatische Haubenlerchen Zugvögel, denen die im Brutgebiet kryptische Färbung im Wintergebiet möglicherweise nachteilig ist.

Zum Studium der geographischen Variation wurde das Balgmaterial vieler Museen herangezogen: American Museum of Natural History, New York; British Museum of Natural History, London; Museo Nacional de Sciencias Naturales, Madrid; Zoölogisch Museum, Amsterdam; Naturhistorisches Museum, Wien; Zoologisches Museum, Berlin; Zoologische Staatssammlung, München; Senckenberg-Museum, Frankfurt; Naturhistorisches Museum, Wiesbaden; Privatsammlung Meinertzhagen, London; Museum Koenig, Bonn.

Nach den Arbeiten von E. Hartert (1910—1938) und Ch. Vaurie (1951, 1959) sehe ich meine Aufgabe nicht in der Beschreibung und Abgrenzung von Subspecies, sondern darin, die Variation der Färbung mit der Größenvariation zu vergleichen, und Hinweise auf die Ausbreitungsgeschichte der beiden *Galerida*-Arten zu finden. Außerdem sollte das Material nach der Existenz von Bastarden durchsucht werden (siehe S. 31).

A. Die Subspecies von *Galerida cristata*

Die asiatischen Formen der Haubenlerche hat Ch. Vaurie (1951) eingehend bearbeitet. Deshalb sind sie hier unberücksichtigt geblieben. Da die Theklalerche in Asien fehlt, ist außerdem der asiatische Teil desArtareals für unsere Fragestellung weniger bedeutsam.

Die Formen des östlichen Mittelmeerraumes hat Watson (1962) bearbeitet. Auch diese Gebiete werden hier nur kurz gestreift.

Beim Studium der geographischen Variation ist die Abnutzung des Gefieders zu berücksichtigen. Wie die folgende Tabelle zeigt, ist der Flügel zur Brutzeit im Mittel etwa 1 mm kürzer als zur Ruhezeit (gleich nach der Mauser). Im folgenden bedeutet B zur Brutzeit, R zur Ruhezeit (= frisch vermausert) gesammelt.

Flügellänge von 60 ♂ *G. c. pallida*, Spanien

Monat	Zeit	n	Variation	Mittel
II—V	B	37 ♂	102—110 mm	105,9 mm
IX—I	R	31 ♂	102—114 mm	107,0 mm

Die Abnutzung des Gefieders wirkt sich auch auf die Färbung der Oberseite aus. Frisch vermauserte Vögel zeigen eine einheitliche Tönung der Oberseite; die hellen Federränder brechen nach und nach ab; die dunklen Federmitten treten dadurch stärker hervor und lassen den Vogel dann gestreift erscheinen. Da die Geschlechter gleich gefärbt sind, ist es schwierig, die zwar kurzschnäbligen und kurzflügeligen Weibchen einwandfrei von den Männchen zu unterscheiden.

Das Diagramm (Abb. 5) zeigt, daß die Schwanzlänge mit der Flügellänge eng korreliert ist. Dagegen variiert die Schnabellänge unabhängig von der Flügellänge.

Der Übersicht halber verteile ich die Subspecies von *Galerida cristata* nach ihren Siedlungsräumen auf sechs Gruppen:

a) Die Europäer-Gruppe
b) Die Atlasländer-Gruppe
c) Die Nilländer-Gruppe
d) Die Somali-Gruppe
e) Die Sahel-Gruppe
f) Die Sahara-Gruppe.

a) Die Europäer-Gruppe

1. *Galerida c. cristata* (L.) 1758; Wien.

G. c. tenuirostris C. L. Brehm 1858: Sarepta
G. c. neumanni Hilgert 1907: Rom
G. c. apuliae v. Jordans 1935: San Severo, Apulien

Maß	Zahl	Zeit	Variation	Mittel	Vk[1])
Flügel	29 ♂	BR	104—111 mm	107,8 ± 0,38 mm	1,7 %
Schnabel	25 ♂	BR	13—15 mm	13,9 ± 0,20 mm	7,1 %
Gewicht	12 ♂	BR	42—50 g	45,9 ± 0,78 g	6,0 %

Die Nominatform ist mittelgroß und hat einen kurzen Schnabel. Die Oberseite ist graubraun gefärbt, nach Ridgway (1912) „avellaneous" (XL) und „olive brown" (XL).

Verbreitung: Mitteleuropa von Westrußland bis zu den Pyrenäen; Skandinavien.

Französische Stücke sind kurzflügelig. Russische Exemplare sind dagegen langflügelig: 5 ♂ messen im Mittel 109 mm. Die Population *„tenuirostris"* (Südrußland, Rumänien) ist durch einen gelblichgrauen Ton ausgezeichnet. In der Flügellänge unterscheidet sie sich nicht von der Nominatform aus Mitteleuropa. Der Schnabel ist ein wenig länger.

Vaurie hat *apuliae* zu *meridionalis* gestellt. Die Typenserie aus der Ruhezeit ist langflügelig (6 ♂ R 109,2 mm im Mittel) und grauer als *meridionalis*. Daher habe ich diese Population zur Nominatform gezogen. Exemplare aus Oberitalien und von Rom (*„neumanni"*) sind kurzflügelig (6 ♂ BR 104,2 mm im Mittel) und brauner. Hier scheint eine Mischung mit *meridionalis* stattgefunden zu haben.

2. *Galerida c. meridionalis* C. L. Brehm 1841: Dalmatien.

Flügel	28 ♂	BR	102,5—109,5 mm	107,1 ± 0,29 mm	1,5 %
Schnabel	28 ♂	BR	13,0— 15,2 mm	14,2 ± 0,10 mm	3,6 %
Gewicht	6 ♂		39—45 g	41,5 ± 1,02 g	6,0 %

[1]) Vk = Variationskoeffizient; berechnet nach der Formel:

$$\frac{100 \times \text{Streuung: } s}{\text{Mittelwert}}$$

Meridionalis ist etwas kleiner als die Nominatform. Dennoch ist der Schnabel ein wenig länger. Die Unterschiede sind nicht signifikant.

Die Oberseite ist, verglichen mit der Nominatform, bräunlicher und weniger grau im Ton; *Meridionalis* wirkt auch etwas dunkler (Vaurie 1959). Ridgway: tawny olive (XXIX); wood brown (XL).

V e r b r e i t u n g : Balkan südlich der Donau, Peloponnes, Korfu und die anderen Inseln des Adriatischen Meeres. Nach Watson (1962) auch Kreta und die Zykladen.

Watson gibt für 3 dalmatinische Exemplare eine mittlere Flügellänge von 102,3 mm an. Meine 7 ♂ BR variieren zwischen 105 und 109,5 mm. Mittel: 107,0 mm.

Als mittlere Flügellänge gibt Watson für 4 ♂ des griechischen Festlandes 104,2 mm an. 4 ♂ B, die ich vermessen habe, haben im Mittel 106,6 mm lange Flügel. Auch bulgarische Stücke sind langflügelig und schließen an die dunkle mazedonische Population an: 5 ♂ B 107,4 mm mittlere Flügellänge. Vaurie (1959) hat die Population Kretas zu *caucasica* gestellt. Watson (1962) stellt sie, wie einst Hartert, wieder zu *meridionalis*. Die Haubenlerchen Kretas sind durch einen gelbgrauen Ton der Oberseite von den topotypischen *meridionalis* abgehoben, sie sind nach Watson kurzflügelig: 8 ♂ messen 99—105 mm, im Mittel 102,1 mm. Die von mir vermessenen Bälge, zum Großteil aus der Ausbeute von Schiebel, ergeben viel höhere Werte:

Flügel	25 ♂	BR	102,5—111 mm	106,2 ± 0,41 mm	2,0 %
Schnabel	25 ♂	BR	13,5—14,5 mm	13,3 ± 0,11 mm	8,0 %

Die Flügelmaße schließen somit die Population Kretas an die des griechischen Festlandes an. Der lange, feine Schnabel fällt auf. Mein Material reicht nicht aus, um die Population der Zykladen zu beurteilen. Ich folge hier Watson und stelle sie auch zu *meridionalis*.

3. *Galerida c. cypriaca* Bianchi 1907: Zypern.

Da mein Material nicht ausreicht, sei hier auf Watson verwiesen. *Cypriaca* ist kurzflügeliger und grauer als *meridionalis*. Deshalb kann ich Vaurie auch nicht folgen, der *cypriaca* als Synonym von *caucasica* auffaßt.

V e r b r e i t u n g : Zypern, Rhodos.

4. *Galerida c. caucasica* Taczanowski 1887: Lagodekhi, Kaukasus

Flügel	13 ♂	R	103 — 113 mm	108,6 ± 0,90 mm	3,0 %
Schnabel	13 ♂	R	12,5—15,0 mm	13,9 ± 0,25 mm	4,0 %

Entgegen den bisherigen Angaben, die das Material der Sammlung Kleinschmidt nicht berücksichtigt haben, ist *caucasica* langflügelig und kurzschnäbelig. Kumerloeve (1961) erwähnt ein kurzflügeliges ♂ mit einer Flügellänge von 101 mm. Dieses „♂" ist aber nach meiner Untersuchung ein ♀.

In der Färbung stehen die Stücke aus Wladikaukas der Nominatform sehr nahe.

V e r b r e i t u n g : Kaukasien.

Nach Kumerloeve (1961) bewohnt diese Form auch die Taurusländer in der Türkei. Eine Serie von 14 ♂ aus dem äußeren Ost-Taurus habe ich nachgemessen. Die Stücke sind im Juni gesammelt und dementsprechend sehr abgetragen.

Flügel	14 ♂	B	102,5—108 mm	105,6 ± 0,52 mm	2,0 %
Schnabel	14 ♂	B	13,0—15,0 mm	14,2 ± 0,19 mm	5,0 %
Gewicht	14 ♂	B	32—40 g	35,5 ± 0,63 g	7,0 %

Selbst bei Berücksichtigung der Abnutzung sind diese Haubenlerchen kurzflügeliger, aber langschnäbliger als *caucasica*. Dazu kommt das geringe Gewicht. Auf Grund dieses Befundes möchte ich diese Population in die Nähe der syrischen Haubenlerchen, *G. c. zion*, stellen.

5. *Galerida c. pallida* C. L. Brehm 1858: Masnu, Barcelona (Spanien)

Flügel	88 ♂	BR	102—114 mm	106,8 ± 0,29 mm	2,5 %
Schnabel	88 ♂	BR	13—16 mm	14,3 ± 0,08 mm	5,0 %
Gewicht	20 ♂	B	36—47 g	41,4 ± 0,67 g	7,0 %

Die Gewichte sind nicht repräsentativ für das gesamte spanische Areal, da beim Gewicht die Population von Salamanca überwiegt. *Pallida* ist kurzflügeliger, langschnäbliger und leichter als die Nominatform; die Oberseite ist heller gelblichgrau. Jedoch unterscheiden sich Serien aus verschiedenen Landesteilen in Flügellänge (siehe Abb. 30 und 31) und Oberseitenfärbung deutlich. Nach dem vorhandenen Material lassen sich 6 Populationen unterscheiden. Topotypische Stücke konnten nicht untersucht werden (s. Karte).

a) Lerida — Zaragoza — Madrid. Meereshöhe im Mittel: 417 m

Flügel	11 ♂	BR	104—109 mm	106,0 ± 0,45 mm	1,4 %
Schnabel	11 ♂	BR	13—16 mm	14,8 ± 0,26 mm	6,0 %
Gewicht	7 ♂	B	40—47 g	42,9 ± 0,97 g	6,0 %

Diese Population entspricht der Beschreibung von *pallida*. Oberseits „hell erdgrau". Der weißliche Schimmer an den Halsseiten ist kennzeichnend.

b) Valencia — Castellon (Meereshöhe: 10 m)

Flügel	9 ♂	BR	102—108 mm	105,4 ± 0,72 mm	2,0 %
Schnabel	9 ♂	BR	13—15 mm	14,0 ± 0,16 mm	3,4 %

Diese Population ist kurzflügelig und kurzschnäblig. Auf der Oberseite zeigen diese Haubenlerchen einen rotbräunlichen Ton.

c) Valladolid — Palencia (Meereshöhe: 715 m)

Flügel	10 ♂	BR	104—111 mm	107,1 ± 0,75 mm	2,2 %
Schnabel	10 ♂	BR	13—16 mm	14,5 ± 0,31 mm	6,8 %

Diese langflügelige und langschnäblige Population kommt der Population „a" am nächsten. Die Oberseitenfärbung ist mehlig-crêmefarben.

d) Salamanca — Linares de Riofrio (Meereshöhe: 950 m)

Flügel	33 ♂	BR	103—114 mm	108,5 ± 0,45 mm	2,4 %
Schnabel	33 ♂	BR	13—16 mm	14,2 ± 0,15 mm	5,9 %
Gewicht	10 ♂	B	36—45 g	41,2 ± 1,02 g	7,8 %

Diese Serie ist in einem Umkreis von höchstens 20 km um Linares gesammelt worden. Dennoch ist die Variation ziemlich stark. Es ist die langflügeligste Population Spaniens. In der Färbung ist sie von der vorhergehenden Gruppe „c" nicht zu unterscheiden.



Abb. 30. Oberseitenfärbung und mittlere Flügellänge von ♂ der Haubenlerche (*G. c. pallida*) in Spanien und Nordmarokko (*G. c. kleinschmidti*). Umrandet: Areal der Sammelplätze; in Klammern hinter dem Wert der mittleren Flügellänge die Zahl der vermessenen ♂.

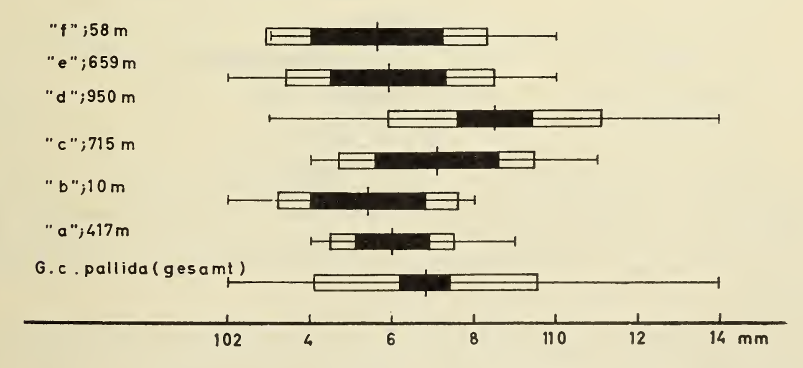


Abb. 31. Flügellänge (♂) verschiedener Populationen von *G. c. pallida* aus Spanien. Zahlen in m bedeuten die mittlere Meereshöhe der Sammelplätze einer Population.

e) Albacete — Daimiel (Meereshöhe: 659 m)

Flügel	15 ♂	BR	102—110 mm	105,9 ± 0,68 mm	2,5 %
Schnabel	15 ♂	BR	13—15 mm	14,5 ± 0,15 mm	4,0 %

Diese kurzflügelige Population ist oberseits hellgrau gefärbt. Sie steht der ersten Gruppe „a" am nächsten.

f) Sevilla — Badajoz — Lagos (Algarve, Portugal) (Meereshöhe: 58 m)

Flügel	11 ♂	BR	103—110 mm	105,6 ± 0,81 mm	2,5 %
Schnabel	11 ♂	BR	13—15 mm	13,9 ± 0,21 mm	5,1 %
Gewicht	3 ♂	B	38—39 g	38,3 g	

Diese kurzflügelige Gruppe wird in der Oberseitenfärbung durch das Auftreten dunkelbrauner Exemplare gekennzeichnet. Diese weisen auf eine Verwandtschaft mit nordmarokkanischen Haubenlerchen hin.

Verbreitung der sechs hier als *G. c. pallida* zusammengefaßten Populationen: Iberische Halbinsel mit Ausnahme des äußersten Nordwestens, wo nach Ticehurst und Whistler (1928) die Nominatform vorkommen soll.

Die einzelnen Populationen zeigen eine deutliche Korrelation zwischen Meereshöhe und Flügellänge[1]). Eine weitere Beziehung scheint zwischen der Flügellänge und den Formen der Landwirtschaft zu herrschen: kurzflügelige Formen leben in intensiv landwirtschaftlich genutzten Gebieten, langflügelige Populationen finden sich in extensiv bewirtschafteten Landstrichen mit steppenartigem Charakter.

Pallida ist kurzflügeliger, aber langschnäbliger als die Nominatform.

Zusammenfassung: Langflügelig sind in Europa die Haubenlerchen in großer Meereshöhe, einmal im Kaukasus (Wladikaukas — 725 m) und dann in Spanien (Linares de Riofrio — 950 m), sowie die Haubenlerchen Westrußlands (s. Abb. 32). Nach Süden nimmt die Flügellänge ab, aber die Schnabellänge nimmt zu: *meridionalis,* Kreta; *pallida,* Spanien; *„caucasica"* Taurus. In der Färbung gibt es keine bedeutenden Unterschiede.

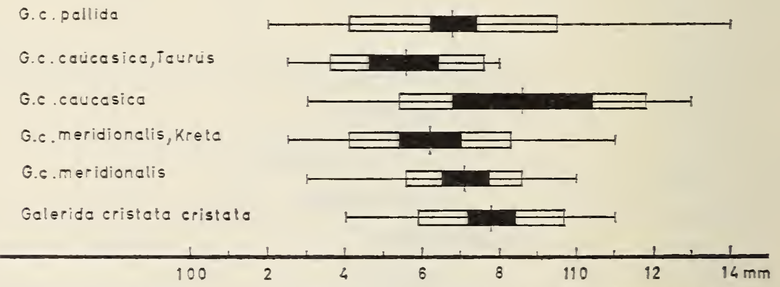


Abb. 32. Flügellänge (♂) verschiedener Subspecies der Europäer-Gruppe der Haubenlerche.

---

1) Moreau (1957) hat bei afrikanischen Zosteropiden einen Zusammenhang zwischen Schwingenlänge und Meereshöhe nachgewiesen: Er fand eine Zunahme der Schwingenlänge um 0,69 mm bei einem Anstieg der Meereshöhe um 330 m. Bei den spanischen Haubenlerchen bewegt sich die Zunahme der Flügellänge in entsprechender Größenordnung.

b) Die Atlasländer-Gruppe

6. *G. c. kleinschmidti* C. v. Erlanger 1899: Tanger, Marokko

Flügel	7 ♂	B	102—108 mm	105,6 ± 0,82 mm	2,0 %
Schnabel	7 ♂	B	13—15 mm	14,0 ± 0,25 mm	5,0 %

Meinertzhagen (1952) und Vaurie (1959) stellen *kleinschmidti* zur Nominatform. Vaurie gibt eine mittlere Flügellänge von 107 mm an. Offensichtlich hat er intermediäre Exemplare einbezogen. Nach meiner Ansicht steht *kleinschmidti* zwischen südspanischen Haubenlerchen (Gruppe „f") und *riggenbachi*. *Kleinschmidti* ist an den Kopf- und Halsseiten kontrastreicher gefärbt als die Nominatform. Es fehlt ihr die isabellfarbene Unterseite, die für *riggenbachi* typisch ist. Die Oberseite ist dunkelbraun, dunkler als die der Nominatform. Zu *riggenbachi* finden sich gleitende Übergänge in der Region von Rabat und Casablanca. Ein weiteres intermediäres Exemplar hat Hartert in Ostmarokko im Muluya-Tal gesammelt.

Verbreitung: Nordmarokko in der Umgebung von Tanger. In der Nähe von Ceuta fehlt die Haubenlerche.

7. *Galerida c. riggenbachi* Hartert 1902: Mazagan, Marokko

Flügel	12 ♂	BR	105—112 mm	108,4 ± 0,79 mm	2,5 %
Schnabel	11 ♂	BR	13—17,8 mm	15,2 ± 0,44 mm	10,0 %

Diese Rasse ist nach Hartert (1910) durch ihre lange erste Handschwinge, die bisweilen die Spitzen der Handdecken erreicht (Thekla-Merkmal!), charakterisiert sowie durch die isabellfarbene, leicht rötliche Unterseite. Es lassen sich drei Populationen unterscheiden:

a) Auffallend kurzflügelig und kurzschnäblig sind die Haubenlerchen aus der Ebene zwischen Rabat und Casablanca. Sie bilden den Übergang zu *kleinschmidti*.

b) Topotypische Exemplare von Mazagan sind mittelgroß. 5 ♂ haben eine mittlere Flügellänge von 107,4 mm und eine mittlere Schnabellänge von 14,6 mm.

c) Geradezu riesengroß sind *riggenbachi* aus der Umgebung von Marrakesch: 4 ♂ haben 112,5 mm Flügellänge im Mittel und 16,8 mm Schnabellänge im Mittel. Diese Population ist oberseits mehr rostbraun gefärbt.

Verbreitung: Marokko mit Ausnahme der Umgebung von Tanger. Die Südgrenze bildet der Hohe Atlas. Über das Muluya-Tal besteht eine Verbindung zur Rasse *carthaginis*, die in der Küstenregion von Nordtunesien und Algerien lebt.

8. *Galerida c. randonii* Loche 1858: Ain Oussera, Algerien

Flügel	6 ♂	BR	113—117 mm	115,7 ± 0,67 mm	1,4 %
Schnabel	6 ♂	BR	16—19,5 mm	17,3 ± 0,67 mm	9,5 %
Gewicht	1 ♂	R	52 g		

Randonii ist die größte Subspecies in Afrika und Europa; nur *magna* aus Innerasien erreicht sie in der Flügellänge. Oberseits ist sie viel heller als *riggenbachi* oder die Nominatform. Ein grauer Ton, dem ein hellrötlicher Schimmer beigemischt ist, herrscht vor; Ridgway (1912): vinaceous buff (XL). Unterseits ist *randonii* weißlich, die Kropffleckung ist stark entwickelt.

Verbreitung: Das Hochplateau zwischen den beiden Atlasketten in Algerien. Nach Westen reicht *randonii* bis nach Missour am Muluya, im Osten bis Ain Oussera und vielleicht noch weiter. Im Süden vertritt *macrorhyncha* sie schon am Nordhang des Sahara-Atlas. Mittlere Meereshöhe: 900 m.

9. *Galerida c. macrorhyncha* Tristram 1859: Laghouat, Algerien.

Flügel	10 ♂	R	105—114 mm	109,3 ± 0,94 mm	2,7 %
Schnabel	10 ♂	R	15—18 mm	16,3 ± 0,27 mm	5,4 %
Gewicht	8 ♂	R	44—54 g	47,6 ± 1,1 g	6,7 %

Macrorhyncha ist erheblich kurzflügeliger als *randonii*. In der Färbung unterscheiden sich die beiden Subspecies kaum, doch zeigen manche Exemplare oberseits einen rötlichen Schimmer; Ridgway: salmon oder pinkish buff (XXIX). Dagegen ist die Kropffleckung bei *macrorhyncha* schwächer als bei *randonii*.

Verbreitung: Die Hänge des Sahara-Atlas und der Nordrand der Sahara in Algerien. Am Rande der Sahara ist sie wahrscheinlich bis an die Atlantikküste nach Westen vorgedrungen und reicht dort vielleicht sehr weit südlich, bis zur Nordgrenze der Haubenlerchen, die zur Sahelgruppe gehören.

Der Nordrand der Sahara ist nur in einer Tiefe von 100 km besiedelt und auch dieser Streifen durchaus sporadisch. Im Norden bildet das von *randonii* eingenommene Hochplateau die Grenze. In Ostalgerien schließt sich das Areal von *arenicola* an.

10. *Galerida c. arenicola* Tristram 1859: Rhamdouas, Algerien.

G. c. gafsae Kleinschmidt & Hilgert 1905: Südtunesien
G. c. deprimozi Lavauden 1924: Kerkennah-Insel, Tunesien

Flügel	16 ♂	BR	104—112 mm	108,5 ± 0,66 mm	2,4 %
Schnabel	15 ♂	BR	14—16,8 mm	15,7 ± 0,19 mm	4,4 %

In der Färbung kommt *arenicola* der vorigen Subspecies sehr nahe. Auch in der Flügellänge sind die Mittelwerte der beiden Subspecies nicht sicher zu unterscheiden; die von Hartert angegebenen Größenunterschiede von 5—10 mm in der Flügellänge konnte ich nicht nachweisen. Viele *arenicola* sind von *macrorhyncha* in der Färbung nicht zu unterscheiden. Manche Exemplare aber sind hell bräunlich sandfarben.

Eine Serie aus Gabes in Südtunis bezeugt, daß die dortige Population kurzflügeliger, aber langschnäbliger als südalgerische *arenicola* ist.

Flügel	17 ♂	B(R)	104—111 mm	107,2 ± 0,58 mm	2,2 %
Schnabel	16 ♂	B(R)	15,5—17,5 mm	16,2 ± 0,18 mm	4,5 %

Verbreitung: Tripolitanien, Tunesien südlich von Enfidaville; Algerien südlich des Sahara-Atlas, westwärts bis in die Höhe von Ghardaia.

11. *Galerida c. carthaginis* Kleinschmidt und Hilgert 1905: Tunis

Flügel	12 ♂	BR	105—113 mm	109,7 ± 0,81 mm	2,6 %
Schnabel	12 ♂	BR	13,2—16,0 mm	15,7 ± 0,26 mm	5,7 %

Carthaginis steht in der Oberseitenfärbung zwischen *riggenbachi und arenicola*; Ridgway: Wood brown (XL). Die rötlich-isabellfarbene Unterseite ist der von *riggenbachi* sehr ähnlich. *Carthaginis* kommt in ihren Maßen *riggenbachi*, und zwar der Population von Marrakesch, am nächsten.

Verbreitung: Nord-Tunesien südwärts bis Enfidaville und Nord-Algerien, westwärts bis nach Ostmarokko hinein. In Algerien bildet das Hochplateau die Südgrenze.

12. *Galerida c. festae* Hartert 1922: Bengasi, Cyrenaika, Libyen

Flügel	15 ♂	B	105—109 mm	107,1 ± 0,51 mm	1,9 %
Schnabel	15 ♂	B	13,5—15,5 mm	14,7 ± 0,15 mm	3,8 %

Festae hatte ich zunächst zu den Haubenlerchen der Sahara-Gruppe gerechnet. Nach dem Studium der Typenserie erkannte ich die Verwandtschaft mit *arenicola*. Mit *arenicola* aus Gabes stimmt das mittlere Flügelmaß überein. *Festae* ist jedoch kurzschnäbliger als *arenicola*. Meinertzhagen und Vaurie betonen die rötlichbraune Oberseitenfärbung. Topotypische Bälge zeigten eine gelblichbraune, sandfarbene Färbung mit roströtlicher Beimischung.

Verbreitung: Cyrenaika, Libyen.

Zusammenfassung über die Atlasländergruppe:

Die Haubenlerchen der Atlasländer gliedern sich in drei große Gruppen:

1. In den landwirtschaftlich intensiv genutzten Küstenstrichen leben dunkelbraune kleine und mittelgroße Haubenlerchen: *kleinschmidti*, *riggenbachi* und *carthaginis* (siehe Abb. 33). *Kleinschmidti* vermittelt zwischen südspanischen und marokkanischen Formen. Übergänge zwischen *riggenbachi* und *carthaginis* lassen sich ebenfalls feststellen. Dagegen scheint *kleinschmidti* von *carthaginis* durch das Rif-Gebirge isoliert zu sein.

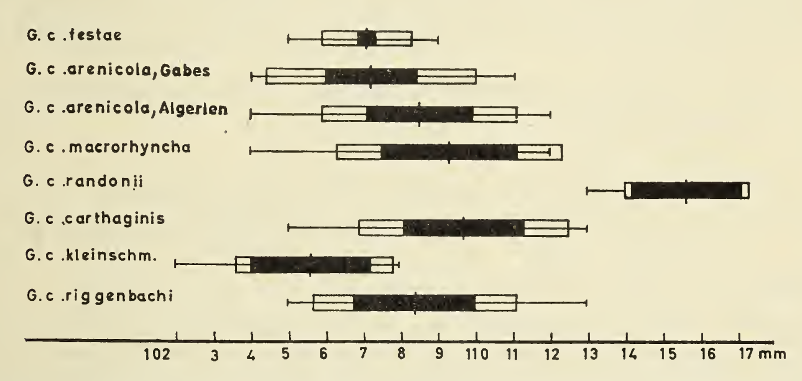


Abb. 33. Flügellänge (♂) der Subspecies der Atlasländer-Gruppe der Haubenlerche.

2. Offensichtlich ist die Riesenform *randonii*, die das algerische Hochplateau besiedelt, am stärksten isoliert. In der Größe steht dieser Subspecies die Population von Marrakesch *(riggenbachi)* am nächsten.

3. Die dritte Gruppe bewohnt den Sahara-Atlas und den Nordrand der Sahara: *macrorhyncha*, *arenicola*, *festae*. Hier nimmt die Flügellänge vom Zentrum nach Osten hin ab. *Festae* (Cyrenaika) steht etwas abseits in dieser Gruppe. Diese Subspecies ist ebenfalls eine stark isolierte Form.

Die Schnabellänge nimmt aber nicht parallel zur Flügellänge ab. Vom Nordrand der Sahara scheinen Haubenlerchen am Atlantik entlang bis an den Nordrand der Sahelzone vorgedrungen zu sein (siehe S. 66).

c) Die Nilländer-Gruppe

13. *Galerida c. brachyura* Tristram 1864: Ghor, Palästina

G. c. caroli Hartert 1904: Wadi Natron, Ägypten

Flügel	10 ♂	BR	104—110 mm	106,3 ± 0,57 mm	1,7 %
Schnabel	10 ♂	BR	14—15 mm	14,5 ± 0,14 mm	3,0 %

Brachyura ist oberseits hell erdbraun-sandfarben. Diese Subspecies ist langflügeliger und langschnäbliger als die Formen Unterägyptens.

Verbreitung: Das Jordan-Tal in Palästina. In Ägypten die Küste des Roten Meeres und des Mittelmeeres zwischen Alexandrien und Sollum, Wadi Natron.

14. *Galerida c. nigricans* C. L. Brehm 1855: Damiette, Ägypten

Flügel	12 ♂	BR	99—106 mm	103,4 ± 0,72 mm	2,4 %
Schnabel	12 ♂	BR	12,5—17,0 mm	13,9 ± 0,34 mm	8,4 %

Nigricans ist ausgesprochen kurzflügelig und kurzschnäblig. Die Oberseite ist dunkel graubraun. Das dunkle Feld der Federmitten auf der Oberseite ist verbreitert (Ridgway: fuscous black XLVI), die Federränder sind grau (drab XLVI). In der Färbung kommt *nigricans riggenbachi* nahe. Die Kropffleckung ist stark entwickelt und sehr dunkel.

Diese Subspecies zeigt eine gute Anpassung an den schwarzen Boden des Nildeltas. Da man das Alter dieses Bodens kennt, kann man das Höchstalter für diese Subspecies angeben: Es beträgt 5000 bis 10 000 Jahre (Moreau 1930).

Verbreitung: Das Nildelta nördlich von Kairo. Diese etwa dreieckige Fläche des Nildeltas umfaßt 9000 qkm.

15. *Galerida c. maculata* C. L. Brehm 1858: Assuan, Ägypten

G. c. moeritica Nicoll und Bonhote 1909: El Fayum, Ägypten

Flügel	24 ♂	BR	102—110 mm	105,1 ± 0,50 mm	2,3 %
Schnabel	24 ♂	BR	13—15,5 mm	14,0 ± 0,17 mm	5,8 %

Maculata steht *nigricans* sehr nahe, ist aber langflügeliger und heller. Im Vergleich zu *nigricans* sind die dunklen Federmitten reduziert, und der Farbton ist heller (Ridgway: wood brown XL). Die Federränder sind crêmefarben. Topotypische Stücke aus Assuan zeigen schon den Einfluß der südlich anschließenden *halfae*.

Verbreitung: Das Niltal zwischen Kairo und Luxor sowie der Steppengürtel zu beiden Seiten des Nildeltas.

16. *Galerida c. halfae* Nicoll 1921: Wadi Halfa, Sudan

Flügel	10 ♂	R	100—107 mm	102,7 ± 0,69 mm	2,1 %
Schnabel	10 ♂	R	12—14 mm	13,3 ± 0,22 mm	5,3 %

Halfae ist die kleinste Subspecies der Nilländer-Gruppe, und daher ziehe ich diese Rasse nicht ein. *Halfae* ist heller und weniger grau als *maculata*, aber auch nicht so sandfarben wie *altirostris*.

Verbreitung: Das Niltal zwischen Schellal und dem zweiten Katarakt bei Wadi Halfa.

17. *Galerida c. altirostris* C. L. Brehm 1855: Akashe, Dongola, Sudan

Flügel	11 ♂	BR	101,5—110 mm	105,4 ± 0,76 mm	2,4 %
Schnabel	11 ♂	BR	13—14,5 mm	13,6 ± 0,39 mm	4,6 %

Altirostris ist merklich langflügeliger als *halfae*. Oberseits lehmgelb-grau, gelblicher als *brachyura*; Ridgway: avellaneous (XL), cinnamon buff (XXIX), pinkish cinnamon (XXIX); Armschwingen sepia (XXIX). Vaurie (1959) vereinigt mit *altirostris* die Formen *brachyura, eritreae* und *tardinata*. *Bachyura* ist langschnäbliger. 3 ♂ *tardinata* haben eine mittlere Flügellänge von 104 mm und eine mittlere Schnabellänge von 14,2 mm; die Oberseite von *tardinata* ist dunkelbraun.

Verbreitung: Das Niltal im Dongola-Bogen zwischen dem zweiten Katarakt bei Wadi Halfa und Berber.

18. *Galerida c. eritreae* Zedlitz 1910: Ghédem, südl. Massaua, Eritrea.

Flügel	7 ♂	B	103—106 mm	104,7 ± 0,38 mm	1,0 %
Schnabel	7 ♂	B	13—16 mm	14,3 ± 0,41 mm	7,5 %

Eritreae vermittelt in Färbung und Größe zwischen *brachyura* und *somaliensis*.

Verbreitung: Die Westküste des Roten Meeres zwischen Port Sudan und Ghedem. Die Küste ist wohl nicht durchgehend besiedelt. Weitere Belege stammen aus Massaua, von der Insel Nocra und Ailet. In der Nubischen Wüste hat man nur bei Erkowit und Sinkat Haubenlerchen gefunden.

19. *Galerida c. isabellina* Bonaparte 1850: Khartum, Sudan

Flügel	11 ♂	BR	105—109 mm	107,3 ± 0,39 mm	1,3 %
Schnabel	10 ♂	BR	13,5—16,5 mm	14,7 ± 0,31 mm	6,7 %

Isabellina ist die langflügeligste Subspecies im Niltal. In der Rückenfärbung gleicht sie am meisten *macrorhyncha* und *arenicola* aus Algerien; eine hellrötliche Tönung herrscht vor; Ridgway: pinkish brown bis snuff brown (XXIX).

Verbreitung: Das Niltal von Berber bis Khartum, Unterlauf des Atbara, Unterlauf des Blauen Nil bis Wad Medani, Unterlauf des Weißen Nil bis Schebescha (El Dueim, 14° N), die Bajuda-Steppe und Kordofan. Lynes (1924) rechnet Exemplare von El Fasher (Darfur) noch zu *isabellina:* 1 ♂ ist kurzflügelig (105 mm) und oberseits rostgelb, heller als *isabellina;* Niethammer (1955) läßt *isabellina* sogar über den Ennedi hinaus bis nach Agades reichen. Nach meiner Ansicht handelt es sich dabei aber um Vertreter einer Saharagruppe, die manchen Populationen von *alexanderi* am nächsten stehen.

Zusammenfassung:

Innerhalb der Nilländer-Gruppe lassen sich drei Subspecies-Gruppen unterscheiden. Zunächst haben wir eine unterägyptische Gruppe mit *maculata* und *nigricans*. *Nigricans* ist die abgeleitete Subspecies; sie ist kurzflügelig und besonders gut an den schwarzen Boden angepaßt (siehe Abb. 34).

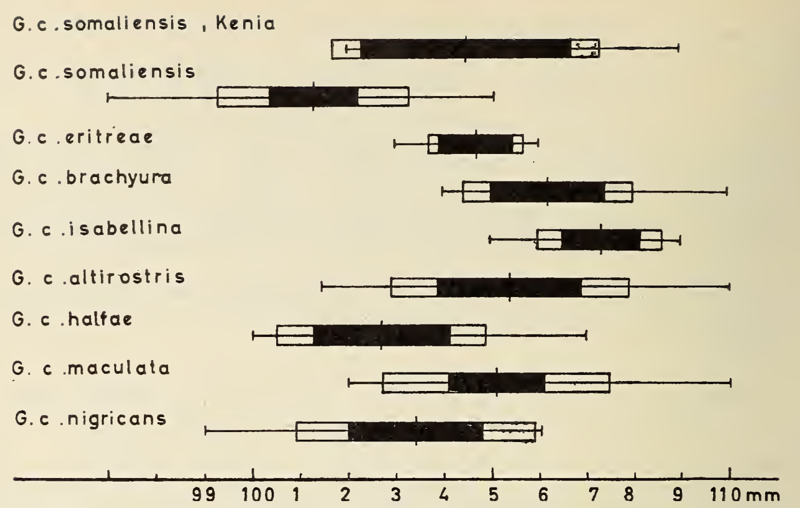


Abb. 34. Flügellänge (♂) der Subspecies der Nilländer-Gruppe der Haubenlerche.

Die nubische Subspecies-Gruppe umfaßt *isabellina, altirostris* und *halfae. Isabellina* ist am langflügeligsten. Die Zugehörigkeit von *halfae* zur nubischen Gruppe ist nicht eindeutig. Vaurie (1959) stellt sie zu *maculata* und damit zur unterägyptischen Gruppe. Die dritte Subspecies-Gruppe bilden die Küstenformen *brachyura* und *eritreae.*

Langflügelig sind die Formen, die in die wasserarmen Steppen eindringen: *brachyura* und *isabellina.*

Kurzflügelig sind die Oasenformen: *nigricans,* die im Delta lebt, und *halfae,* die auf das Niltal beschränkt ist. Dazu kommt noch die kurzflügelige *eritreae,* die wohl als ausgesprochene Küstenform unter Bedingungen lebt, die denen von Oasen ähnlich sind. Warum aber sind die anderen Niltalbewohner *(maculata* und *altirostris)* nicht ebenfalls sehr kurzflügelig? Wahrscheinlich handelt es sich hier um intermediäre Populationen, *maculata* zwischen *brachyura* und *nigricans, altirostris* zwischen *halfae* und *isabellina. Eritreae* endlich ließe sich als Bindeglied zwischen *brachyura* und *somaliensis* verstehen.

d) Die Somali-Gruppe

20. *Galerida c. somaliensis* Reichenow 1907: Zeila, Somalia

Flügel	20 ♂	97—105 mm	101,3 ± 0,44 mm	2,0 %
Schnabel	21 ♂	11,5—15,0 mm	14,0 ± 0,18 mm	5,8 %

Somaliensis ist eine kurzflügelige Subspecies, die einen mittelgroßen Schnabel besitzt. Die Oberseite ist hell beige-isabell. Friedmann (1937) und Meinertzhagen (1952) nennen die Haubenlerchen vom Ufer des Rudolf-Sees in Kenia ebenfalls *somaliensis.* Meine 6 ♂ sind langflügeliger und kurzschnäbliger als *somaliensis* (siehe Abb. 34):

Flügel	6 ♂	102—109 mm	104,5 ± 1,14 mm	2,7 %
Schnabel	6 ♂	13—15 mm	13,5 ± 0,4 mm	7,7 %

Exemplare aus der Region um Marsabit sind dunkler als topotypische *somaliensis;* die Federmitten auf dem Rücken sind tief dunkelbraun und verbreitert; Kropfflecken wie bei *somaliensis* sehr schmal und lang, aber noch schmaler als bei echten *somaliensis.*

Niethammer (1955) rechnet Haubenlerchen vom Tschadsee-Ufer, die Meinertzhagen verglichen hatte, zu *somaliensis;* ich stelle diese Population aber zu *alexanderi.*

Verbreitung[1]: An der Küste Somalias zwischen Dschibuti und Berbera. Im Inneren reicht sie nur bis So-Omadu und Boramo. Die Population am Rudolf-See bewohnt das Ufer des südlichen Seeteils sowie weiter östlich die Gegend im Norden von Marsabit. Die Entfernung bis zum Areal der echten *somaliensis* beträgt 1000 km Luftlinie, 1200 km die Entfernung bis zur Südgrenze von *isabellina.*

e) Die Sahel-Gruppe

21. *Galerida c. alexanderi* Neumayer 1908: Bautschi, Nigeria

G. c. courtoti Lavauden 1926: Tschad
G.c. zalingei Grant und Mackworth Praed 1939: Zalingei Darfur, Sudan

Flügel	12 ♂	BR	99—105 mm	102,4 ± 0,51 mm	1,7 %
Schnabel	12 ♂	BR	12,2—15,0 mm	13,3 ± 0,24 mm	6,2 %

Diese Maße beziehen sich auf Exemplare aus Nigeria. Exemplare aus dem Aïr sind langflügeliger:

Flügel	5 ♂	R(B)	100—109 mm	104,6 ± 1,61 mm	3,4 %
Schnabel	5 ♂	R(B)	11,8—15,0 mm	14,2 ± 0,60 mm	9,4 %

Diese Population liegt also an der oberen Variationsgrenze von *alexanderi.* Extrem kurzflügelig ist eine Serie aus Kamerun:

Flügel	8 ♂	BR	94—103 mm	97,9 ± 0,99 mm	2,9 %
Schnabel	8 ♂	BR	12,5—14,0 mm	13,2 ± 0,23 mm	4,8 %

Der Verdacht liegt nahe, daß in dieser Serie, die zum großen Teil von Riggenbach gesammelt wurde, das Geschlecht nicht immer richtig bestimmt wurde und sich unter den angeblichen ♂ auch ♀ befinden.

Ebenfalls recht kurzflügelig sind 3 ♂ vom Tschadsee (Bol), die Niethammer zu *somaliensis* stellt: Flügel 97—103 mm: 100,0 mm im Mittel; es handelt sich bei diesen Exemplaren um Jungvögel, die gerade ihre erste Mauser beendet haben.

Etwas langflügeliger sind 3 ♂ der Population *„zalingei"* aus Darfur: Flügel 101—104 mm- Mittel 102,3 mm. Langflügelig und sehr langschnäblig sind 4 ♂ aus Agades, südlich des Aïr, die Niethammer (1955) zu *isabellina* zieht:

Flügel	4 ♂	BR	101—104 mm	102,5 ± 0,69 mm	1,4 %
Schnabel	4 ♂	BR	14,5—15,0 mm	14,9 mm	
Gewicht	4 ♂	BR	35—40 g	38,3 ± 1,2 g	6,2 %

Auch in der Oberseitenfärbung ist *alexanderi* sehr uneinheitlich. Haubenlerchen von Bautschi (Terra typica) und Kano sind erdbraun mit gelblichen und rötlichen Tönen. Stücke aus Kamerun sind etwas dunkler und grauer. Das gleiche gilt für 2 frisch vermauserte Exemplare aus Fort Lamy (Ridgway: avellaneous XL, cinnamon buff, tawny olive XXIX).

---

[1]) Nach Archer und Godman (1961) beschränkt sich das Brutgebiet von *G. c. somaliensis* auf einen etwa 30 km breiten Küstenstreifen zwischen Zeila und Las Khorai (48° O) sowie die Inseln Saad ed Din und Aibat. Ex. aus dem Hinterland (So-Omadu und Boramo) wurden außerhalb der Brutzeit gesammelt.

Auf dem weißen Sand des Tschadsee-Ufers leben hell graue Formen. Die Population „*zalingei*" aus Zalingei ist fuchsig rotbraun. Exemplare vom Jebel Marra sind dunkelbraun mit blaßgelblichen Federrändern.

Die von Laenen in der Region um Agades gesammelten Haubenlerchen sind hell rötlich mit wenig Grau in der Rückenfärbung (Ridgway: pinkish buff, pinkish cinnamon XXIX). Ein von Buchanan dort gesammeltes Exemplar ist erdbraun ohne deutlich rötliche Färbung.

Die Population des Aïr ist uneinheitlich gefärbt. 2 Stücke sind hell gelblich sandgrau. 3 Exemplare gleichen typischen *alexanderi*; sie sind dunkler gelbbraun. 4 Haubenlerchen endlich sind fuchsig rotbraun. Die rostfarbenen Haubenlerchen scheinen aus der Wüste zu kommen, die erdbraunen aus der Savanne.

Verbreitung: Nördliches Nigeria und nördliches Kamerun. Die Ostgrenze verläuft über den Jebel Marra, Darfur. Die Westgrenze bildet der Niger. Ein Exemplar von Dosso, östlich des Niger gehört allerdings schon zu *senegallensis*. Die Südgrenze liegt am Benue, die nördlichsten Vorkommen finden sich im Aïr. Im Hoggar und Tibesti fehlen Haubenlerchen. Die Haubenlerchen des Ennedi gehören nicht zu *alexanderi*, sondern zur Sahara-Gruppe (bisher zu *isabellina* gestellt).

22. *Galerida c. senegallensis* (P. L. S. Müller) 1776: Senegal

G c. balsaci Dekeyser und Villiers 1950; Nouakshott, Mauretanien

Flügel	11 ♂	B	96—104,5 mm	100,3 ± 0,77 mm	2,5 %
Schnabel	11 ♂	B	12—15 mm	13,4 ± 0,27 mm	6,7 %

Diese Serie hat sehr abgenutztes Gefieder, so daß die Flügellänge von Exemplaren in frischem Gefieder höher liegen dürfte. Die dunklen Federmitten der Rückenfedern sind ausgedehnter als bei *alexanderi*; die Federränder zeigen einen grauen Ton und lassen die rötliche Färbung von *alexanderi* vermissen.

Verbreitung: Das ehemalige Französisch-Westafrika zwischen Atlantik und Niger. Im Gebiet des Niger bis an die Westgrenze Nigerias vorstoßend; im Norden bis zum 20.° N, im Süden bis zum 13.° N. Dekeyser (1954) hat eine abweichende Auffassung über die Verbreitung von *alexanderi* und *senegallensis*: nach ihm ist *senegallensis* auf das südliche Mauretanien und Senegambien beschränkt, während die anderen Gebiete von *alexanderi* besiedelt werden. Dekeyser sammelte in Atar 4 ♂ eines mit einer Flügellänge von 98 mm. Dieser Wert paßt durchaus zu *senegallensis*. Die drei anderen ♂ variieren dagegen zwischen 105—112 mm (Mittel: 109 mm), d. h. sie sind für *senegallensis* und *alexanderi* viel zu groß, besonders da sie im Februar zur Brutzeit gesammelt wurden. Nach meiner Auffassung gehören diese drei ♂ zu *macrorhyncha*, die vom Sahara-Nordrand entlang der Atlantikküste einen Vorstoß bis Mauretanien gemacht hat.

Zusammenfassung:

Bei den Haubenlerchen der Sahelgruppe läßt sich ein Nord-Süd-gerichteter Klin[1]) der Flügellänge beobachten, die nach Süden zu abnimmt

[1]) Günther (1956) hat das englische „cline" durch den Ausdruck „Klin" ins Deutsche übertragen.

(siehe Abb. 35). Langflügelig sind aber auch die Gebirgspopulationen des Jebel Marra und des Aïr. Im Jebel Marra findet die Haubenlerche ihre obere Verbreitungsgrenze bei 2800 m. In der Färbung sind die Populationen sehr unterschiedlich. Der Schnabel ist im allgemeinen sehr kurz, außer bei der Population von Agades, hier scheint sich ein Einfluß der Haubenlerchen aus der Sahara geltend zu machen.

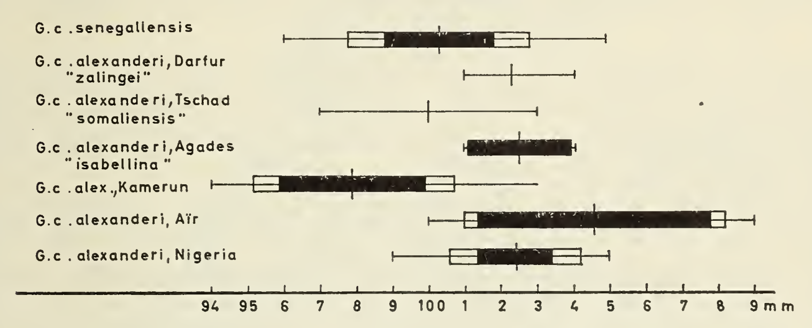


Abb. 35. Flügellänge (♂) der Subspecies der Sahel-Gruppe der Haubenlerche.

f) Die Sahara-Gruppe

23. *Galerida c. jordansi* Niethammer 1955: In Abbangarit, Sahara, etwa 200 km NW von Agades.

Flügel	2 ♂	B	105 mm	
Schnabel	2 ♂	B	16 mm	
Gewicht	2 ♂	B	40—42 g	41,0 g

Jordansi ist ausgesprochen rot (Ridgway: Cinnamon buff, pinkish buff XXIX). Die Kropffleckung beschränkt sich auf ein paar verwischte, dunkel rostfarbene Längsstriche. Vaurie vereinigt *jordansi* mit *alexanderi*.

Verbreitung: In Abbangarit und 40 km sdl. davon.

Weiterhin gehört hierher *G. c. helenae* Lavauden, die ich aber nicht untersuchen konnte. Drei Exemplare haben nach Lavauden eine Flügellänge zwischen 104—105 mm. *Helenae* unterscheidet sich von *jordansi* durch lebhafte, große dunkelbraune Kropfflecken. *Helenae* ist oberseits ebenfalls rotbraun. Sie scheint *festae* am nächsten zu stehen. Vaurie vereinigt *helenae* mit *macrorhyncha*.

In die Sahara-Gruppe stelle ich auch die Haubenlerchen aus dem Ennedi. 1 ♂ hat 106 mm Flügel- und 16 mm Schnabellänge. Für *alexanderi* ist es also zu langschnäblig. In der Färbung paßt es mit seiner rostfarbenen Oberseite ebenfalls zu den Formen der Sahara *(jordansi)*. Ebenfalls stelle ich 1 ♂ aus El Fasher, Darfur, hierher (Flügellänge 105 mm, Schnabel 14,3 mm). Dieses Stück ist oberseits rostgelbrot, heller als typische *isabellina*. Endlich hat Malbrant noch ein oberseits fahl rötliches ♂ mit gering entwickelter Kropffleckung im Wadai am Wadi Karma gesammelt. (Flügel 106 mm, Schnabel 13,8 mm). Diese drei ♂ reichen nicht aus, um

die systematischen Verhältnisse des südöstlichen Sahara-Randes zu klären. Einleuchtend scheint zu sein, daß zwischen *isabellina* und der Atlasländergruppe eine Diagonalverbindung angenommen werden kann. Von dieser Verbindung mögen sich die einzelnen Populationen der Sahara abgeleitet haben.

g) Die Subspecies von *Galerida cristata* in Europa und Afrika

Karte (Abb. 36) gibt die Areale der einzelnen Subspecies wieder. Die eingetragenen Grenzen sollen die Areale anschaulich umreißen; in Wirklichkeit gehen die Unterarten meist fließend ineinander über. Größenklins über weite Strecken gibt es nicht.

Langflügelige Haubenlerchen leben in ausgesprochen eintönigen Steppen: *magna* in den Steppen Zentralasiens und *randonii* auf dem algerischen Hochplateau; kurzflügelige Formen finden sich dagegen im Nildelta (*nigricans*) und an Küsten (*eritreae, somaliensis, kleinschmidti*), sowie in der dichten Baumsavanne (*alexanderi* aus Kamerun und *senegallensis*). In den meisten Fällen muß man wohl die Kurzflügeligkeit als abgeleitetes Merkmal auffassen.

Kurzschnäblig sind die südöstlichsten Populationen: *somaliensis* vom Rudolf-See, *alexanderi, senegallensis*. Steppen- und Wüstenformen sind langschnäblig: *randonii, macrorhyncha, jordansi, isabellina*. Die Flügellängenmittel schwanken zwischen 100,3 mm *(senegallensis)* und 115,7 mm *(randonii)*. Beide Extreme fasse ich als abgeleitet auf. Primitive Haubenlerchen dürften knapp mittelgroß sein mit einer Flügellänge von 103 bis 105 mm. Solche Mittelwerte weisen *G. c. maculata, altirostris, eritreae* und *somaliensis* aus Kenia auf. Diese Formen leben zwar weit verstreut, doch bilden ihre Verbreitungsgebiete ein Dreieck, dessen Mittelpunkt das abessinische Hochland ist. In diesem Raum müssen wir das Entstehungszentrum der Zwillingsarten suchen.

B) Die Subspecies von *Galerida theklae*

Die Karte (Abb. 37) zeigt die Verbreitungsgrenzen der Theklalerche. Man kann die Rassen dieser Art nach ihren Siedlungsräumen in drei Gruppen zusammenfassen:

a) die Europäer-Gruppe
b) die Atlasländer-Gruppe
c) die Ostafrika-Gruppe

a) Die Europäer-Gruppe

1. *Galerida t. theklae* A. E. Brehm 1857: Jativa, Murcia, Spanien

Flügel	38 ♂	BR	99—107 mm	103,2 ± 0,46 mm	2,8 %
Schnabel	38 ♂	BR	10,5—13 mm	11,7 ± 0,11 mm	6,0 %

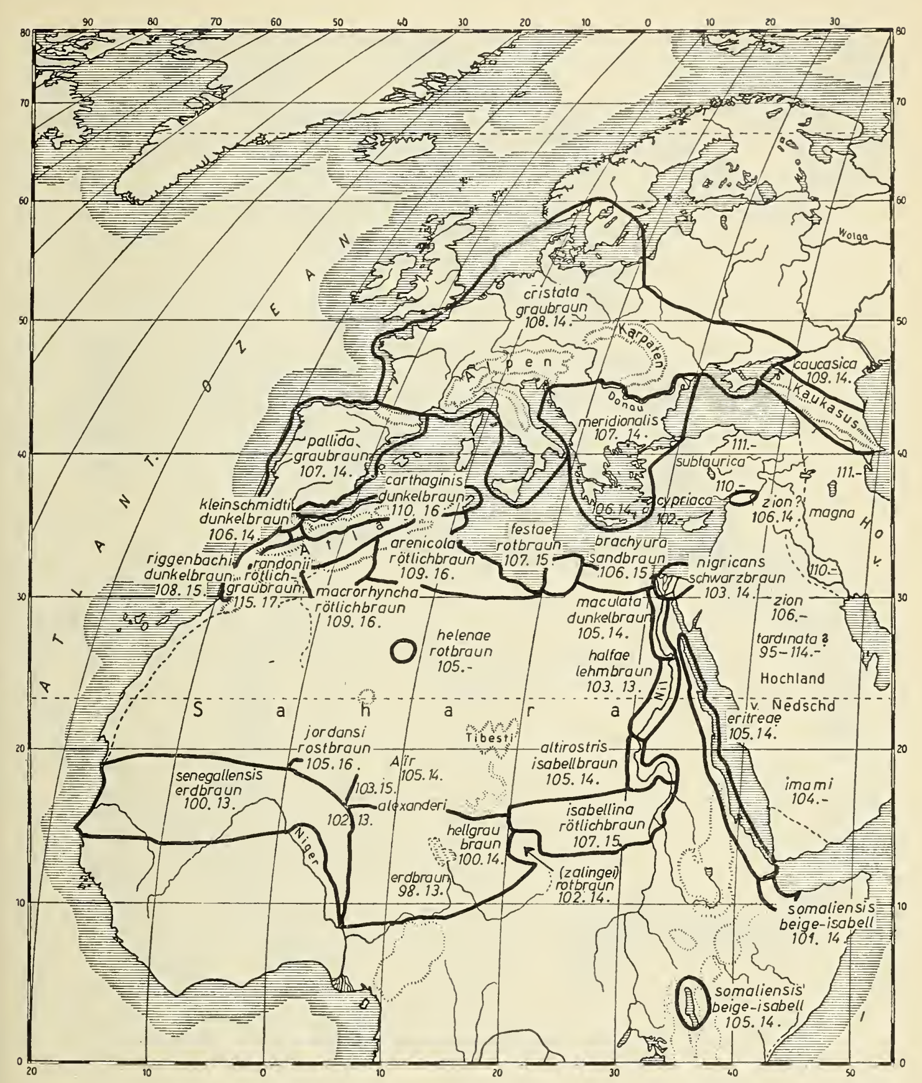


Abb. 36. Areale der Subspecies der Haubenlerche (*G. cristata*) in Europa, Afrika und Vorderasien. Verzeichnet sind: Subspeciesname, Oberseitenfärbung, abgerunteter Mittelwert der Flügellänge (♂) und der Schnabellänge (♂).

Das angegebene Mittel der Flügellänge liegt etwas zu hoch, weil in dieser Serie auch 16 Theklalerchen aus Linares de Riofro (Salamanca) enthalten sind, die besonders langflügelig sind.

Linares de Riofrio:

Flügel	16 ♂	BR	100—106 mm	105,6 ± 0,5 mm	1,9 %
Schnabel	16 ♂	BR	10,5—13 mm	11,6 ± 0,2 mm	7,0 %
Gewicht	7 ♂	B	32—37 g	34,7 ± 0,71 g	5,7 %

Eine Serie aus Lagos (Südportugal) ist kurzflügeliger:

Flügel	9 ♂	B	99—107 mm	101,8 ± 0,8 mm	2,4 %
Schnabel	9 ♂	B	11,5—13 mm	12,2 mm	

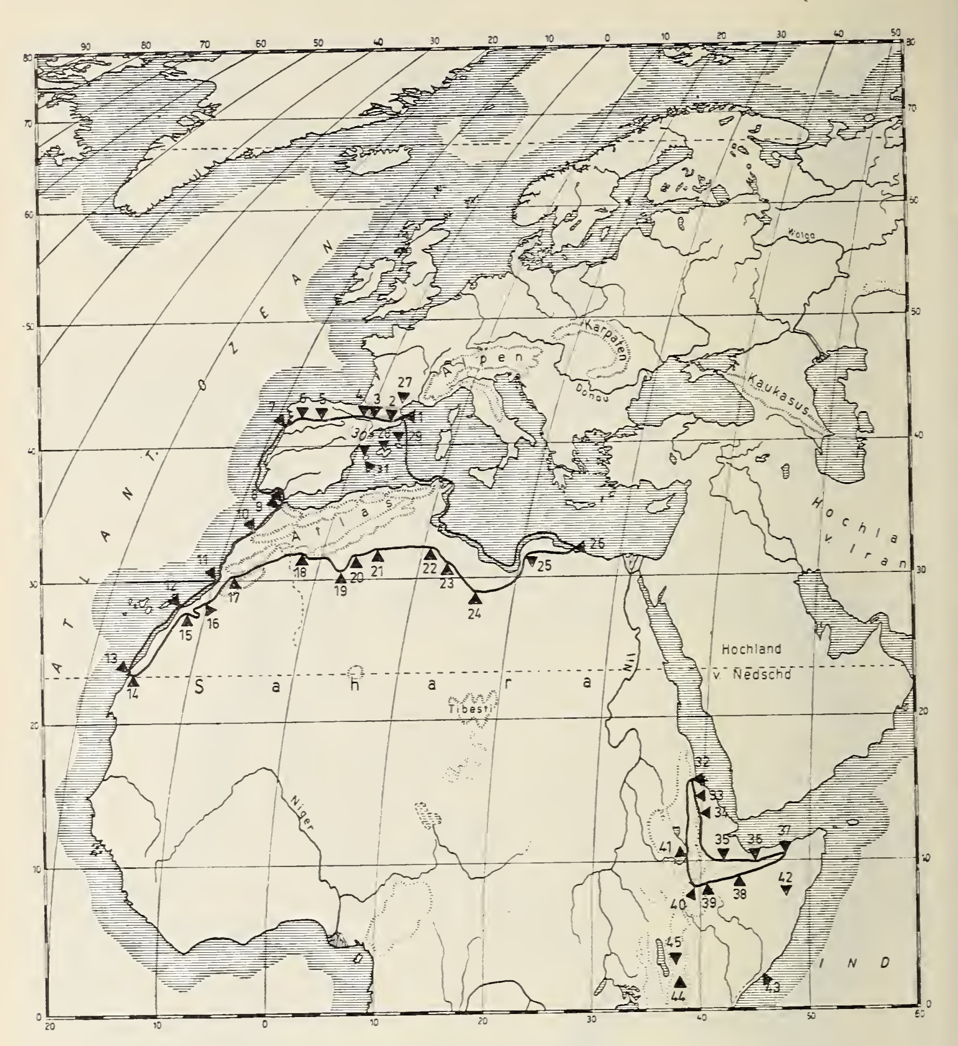


Abb. 37. Die Verbreitungsgrenzen der Theklalerche (*G. theklae*)

Oberseits ist die Theklalerche graubraun gefärbt; Ridgway: avellaneous (XL) und pinkish cinnamon (XXIX) Die Unterseite ist weiß mit rahmgeblichem Anflug.

Verbreitung: Die Iberische Halbinsel, Südostfrankreich (Rousillon). Nicht in der Camargue. Der Verlauf der Nordgrenze ist aus der Karte zu ersehen.

Fundortliste zur Verbreitungskarte von *Galerida theklae* (Karte Abb. 37)

a) Iberisch-nordafrikanisches Areal.

1. Banyuls sur mer (Frankreich) Coll. Zool. Station. N.
2. Lerida (Spanien) Niethammer 1955. p. 411. N.
3. Manresa (Spanien) Abs. 1957. A.
4. Huesca (Spanien) Abs. 1957. N.
5. Palencia (Spanien) Abs. 1958. A.

6. Puebla de Sanabria (Spanien) Abs. 1957. N.
7. Viana do Castelo (Portugal) Tait 1924. p. 51. A.
8. Coto Doñana (Spanien) Valverde 1958. p. 3. N.
9. Tanger (Marokko) Coll. Mus. Berlin. A.
10. Mazagan (Marokko) Coll. Mus. Koenig Bonn. A.
11. Agadir (Marokko) Heim de Balsac 1954. p. 159. A.
12. Cabo Juby (Rio de Oro) Valverde 1957. p. 245. N.
13. Villa Cisneros (Rio de Oro) Heim de Balsac 1954. p. 159. A.
14. Legtoa (Rio de Oro) Valverde 1957. p. 245. N.
15. Smara (Rio de Oro) Valverde 1957. p. 245. N.
16. Tafnidılt (Marokko) Dorst + Pasteur 1954. p. 259. N.
17. Tazenakht (Marokko) Dorst + Pasteur 1954. p. 266. N.
18. Ain Sefra (Algerien) Heim de Balsac 1928. p. 231. A.
19. El Golea (Algerien) Meinertzhagen 1934. p. 528. A.
20. Ghardaia (Algerien) Hartert 1913. p. 45. N.
21. Arefidji (Algerien) v. Zedlitz 1913. p. 172. N.
22. Dehıbat (Tunesien) Lavaudan 1924. p. 74. A.
23. Uadi Marsit (Libyen) Moltoni 1934. p. 363. A.
24. Buzzra (Libyen) Whitacker 1902. p. 654. A.
25. Sheleidima (Libyen) Hartert 1923. p. 11. N.
26. Sollum (Ägypten) Meinertzhagen 1921. p. 441. A.

Exklave:

27. Rivesaltes, Tuchan (Frankreich) Mayaud 1931. p. 522. N.

Mittelmeerinseln:

28. Mallorca (Spanien) Koenig 1931. p. 487. N.
29. Menorca (Spanien) Munn 1924. p. 451. A.
30. Ibiza (Spanien) Ticehurst + Whistler 1930. p. 648. A.
31. Formentera (Spanien) Ticehurst + Whistler 1930. p. 648. A.

b) Ostafrikanisches Areal.

32. Asmara (Eritrea) Smith 1957. p. 315. N.
33. Adigrat (Äthiopien) Blanford 1870. p. 388. A.
34. Ashangi-See (Äthiopien) Shelley 1902. p. 113. A.
35. Westl. Boramo (Äthiopien) Coll. Meinertzhagen. A.
36. Sheikh (Somalia) Coll. Meinertzhagen. A.
37. Erigavo (Somalia) Coll. Meinertzhagen. A.
38. Dagahbur (Äthiopien) Elliott 1879. p. 38. A.
39. Arussi-Galla (Äthiopien) v. Erlanger 1905. p. 727. A.
40. Jeffi Dunsa (Äthiopien) Shelley 1902. p. 112. A.
41. Dibo (Äthiopien) Cheesman + Sclater 1935. p. 595. A.

Exklaven:

42. Gallacaio (Somalia) Moltoni 1933. p. 252. A.
43. Merca (Somalia) Coll. Meinertzhagen. A.

2. *Galerida t. polatzeki* Hartert 1912: Ibiza, Pityusen, Spanien.

Flügel	15 ♂	B	96—104 mm	99,9 ± 0,5 mm	2,0 %
Schnabel	15 ♂	B	10,5—12 mm	11,1 ± 0,11 mm	3,8 %

Polatzeki ist kurzflügeliger und ein wenig kurzschnäbliger als die Nominatform; in der Färbung ähnelt sie Theklalerchen aus Ostspanien, ist jedoch an den Halsseiten bräunlicher als *theklae*.

Verbreitung: Die Pityusen (Ibiza, Formentera) und die Balearen: (Mallorca, Menorca); kürzeste Entfernung zum Festland: 90 km.

Zusammenfassung: Der zentripetale Größenklin, den wir schon bei den Haubenlerchen der Iberischen Halbinsel angetroffen hatten, findet sich bei den Theklalerchen wieder. Die Population von Linares ist noch

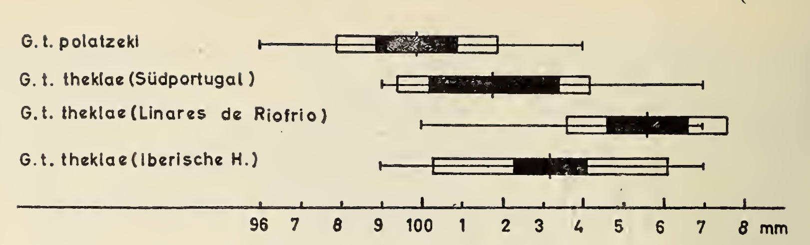


Abb. 38. Flügellänge (♂) der Subspecies der Europäer-Gruppe der Theklalerche.

langflügeliger als *superflua*. Hier liegt wohl eine Anpassung an die Hochsteppe vor (s. Abb. 38).

Eine stärkere Isolierung, wie die von *polatzeki* auf den spanischen Mittelmeerinseln, zeigt sich in der Kurzflügeligkeit dieser Form.

b) Die Atlasländer-Gruppe

3. *Galerida t. ruficolor* Whitaker 1898: Amomiz, Iminzet/Marrakesch, Marokko.

G. t. harterti 1899 Erlanger: Nordalgerien und Tunis
G. t. erlangeri 1904 Hartert: Tanger, Marokko
G. t. schlüteri 1904 Kleinschmidt: Bône und Kerrata, Algerien

Flügel	34 ♂	BR	97—107 mm	101,8 ± 0,72 mm	2,2 %
Schnabel	33 ♂	BR	11—14 mm	11,8 ± 0,24 mm	7,6 %

Ruficolor ist dunkler als die Nominatform. Es lassen sich drei Populationen unterscheiden:

a) topotypische „*ruficolor*" aus Zentral-Marokko

Flügel	13 ♂	BR	99—105 mm	101,4 ± 0,53 mm	1,9 %
Schnabel	13 ♂	BR	11—12 mm	11,3 ± 0,24 mm	7,7 %
Gewicht	5 ♂	R	32—39 g	36,2 ± 1,16 g	7,2 %

Oberseite bräunlich mit rötlichen Federrändern, Unterseite isabellfarben.

b) „*erlangeri*" aus der Umgebung von Tanger

Flügel	5 ♂	B	97—103 mm	100,4 ± 1,04 mm	2,3 %
Schnabel	5 ♂	B	11—13 mm	12,0 mm	

Oberseite tief dunkelbraun, Federränder graulich. Diese Population kommt südspanischen Theklalerchen besonders nahe.

c) „*harterti*" aus Nordalgerien und Nordtunesien

Flügel	16 ♂	BR	99—107 mm	103,7 ± 0,61 mm	2,4 %
Schnabel	15 ♂	BR	11—14 mm	12,1 ± 0,24 mm	7,5 %
Gewicht	1 ♂	R	40 g		

Oberseite mittelbraun; Federränder rötlich-grau, Unterseite gelblich mit isabellfarbenem Anflug. Diese Population steht der Nominatform nahe.

Verbreitung: Der Küstenstreifen der Atlasländer, in Tunesien südwärts bis etwa Hammamet; in Algerien bildet der Tell-Atlas die Südgrenze, während in Marokko *ruficolor* südwärts bis zum Hohen Atlas reicht. In Südmarokko geht *ruficolor* etwa auf der Breite von Agadir allmählich in *theresae* über.

4. *Galerida t. superflua* Hartert 1897: "south of Tunis".

G. t. hilgerti Rothschild und Hartert 1912: El Kantara, Algerien

Flügel	36 ♂	BR	99—111 mm	104,7 ± 0,43 mm	2,5 %
Schnabel	35 ♂	BR	11—13,5 mm	12,0 ± 0,11 mm	5,7 %
Gewicht	21 ♂	R	33—43 g	39,6 ± 0,51 g	5,8 %

Ein Großteil dieser Serie stammt aus der Region von Djelfa (Algerien), vom Nordhang des Sahara-Atlas. *Superflua* ist die langflügeligste Subspecies. Oberseits ist sie grau-gelblich gefärbt, heller als die Nominatform. Ridgway: Die Federmitten auf der Oberseite sepia (XXIX), teils snuff brown (XXIX), die Federränder cinnamon buff (XXIX) und light pinkish cinnamon (XXIX).

Verbreitung: Das algerische Hochplateau zwischen den Südhängen des Tell-Atlas und den Südhängen des Sahara-Atlas; Theklalerchen aus Laghouat sind schon so rötlich, daß man sie zu *carolinae* rechnen muß. Ferner Tunesien zwischen Hammamet und Gabes-Gaza. In Ost-Marokko vielleicht bis Fez.

5. *Galerida t. carolinae* Erlanger 1897: Oued oum el Graf, Tunesien

G. t. deichleri Erlanger 1899: Douz, Tunesien

Flügel	20 ♂	BR	97—106 mm	101,7 ± 0,65 mm	2,9 %
Schnabel	20 ♂	BR	11—13 mm	12,1 ± 0,14 mm	5,3 %
Gewicht	3 ♂	R	38—39,5 g	38,9 g	—

Carolinae ist eine ausgesprochene Wüstenform. Oberseits fällt sie durch den rostroten Farbton auf; Ridgway: Federmitten orange-cinnamon (XXIX), Federränder light pinkish cinnamon (XXIX).

Entgegen der Auffassung der meisten Autoren wie Vaurie (1959) und Meinertzhagen (1952) vereinige ich hier *deichleri* mit *carolinae*, weil sich beide Subspecies in der Flügellänge und der Schnabellänge nicht unterscheiden. *Deichleri* ist oberseits eine Farbstufe heller gefärbt. Hartert (1921/22) gibt außerdem einen ökologischen Unterschied an: *deichleri* lebe auf Sandboden, *carolinae* dagegen auf steinigem Boden. Gerade diese Unterschiede bestätigen meine Auffassung, daß man unter *deichleri* nur jene Populationen von *carolinae* zu verstehen hat, die — den wechselnden Bodenverhältnissen entsprechend — überall die sandigen Biotope im Areal von *carolinae* bewohnen. Zur Brutzeit macht *deichleri* einen gebleichten Eindruck; dies erinnert an die gebleichten Haubenlerchen des Wadi Natron, die ja auch keine eigene Subspecies bilden, sondern nach Vaurie zu *brachyura* gehören.

Verbreitung: Der Nordrand der Sahara, westwärts bis El Golea, Algerien; in Tunesien die Region um das Schott Dscherid *(„deichleri")*. Östlichster Fundort ist Tripolis.

6. *Galerida t. theresae* Meinertzhagen 1939: 30 km N Tiznit, Marokko

Flügel	8 ♂	R(B)	99—109 mm	104,75 ± 0,12 mm	3,0 %
Schnabel	8 ♂	R(B)	10,5—12 mm	11,5 ± 0,19 mm	4,7 %

Theresae gehört zu den langflügeligsten Subspecies. Dagegen ist sie kurzschnäbliger als *superflua* und ähnelt darin *ruficolor*. Mit *carolinae* endlich hat sie den etwas rötlichen Ton der Oberseite gemeinsam. Adulte *theresae* mausern bereits im Juni, während *ruficolor* erst im Juli mit der Jahresmauser beginnt.

Verbreitung: Der Anti-Atlas im Süden Marokkos; wahrscheinlich auch in Rio de Oro. Die Nordgrenze verläuft südlich von Agadir. Auch in Oued Dra, Südmarokko, lebt *theresae*.

7. *Galerida t. cyrenaicae* Whitaker 1902: Bir Tabilleh, Cyrenaika.

Flügel	12 ♂	BR	95—103 mm	100,1 ± 0,71 mm	2,5 %
Schnabel	12 ♂	BR	10,8—12,7 mm	11,4 ± 0,14 mm	4,4 %

Cyrenaicae ist die kurzflügeligste und kurzschnäbeligste Subspecies der Atlasländer-Gruppe. Die Parallele zu *cristata* ist auffällig: Die sympatrische *G. c. festae* ist ebenfalls sehr kurzflügelig und kurzschnäblig. Bei den Haubenlerchen liegen allerdings die Maße von *kleinschmidti* (Tanger) noch unter denen von *festae*. Im Gegensatz zu der sympatrischen Haubenlerche ist *cyrenaicae* oberseits rötlich graubraun gefärbt Die von Meinertzhagen bei Sollum gesammelte Serie ist allerdings besonders mehlig-grau. Der Unterflügel, der bei anderen Theklalerchen grau ist, ist bei *cyrenaicae* isabellfarben. Sonst haben nur die Theklalerchen der Ostafrika-Gruppe isabellfarbene Unterflügel.

Verbreitung: Die Hügelländer der Cyrenaika, Libyen; ostwärts bis Sollum in Ägypten.

Zusammenfassung:

Die Atlasländer-Gruppe und die Europäer-Gruppe der Theklalerchen besitzen als gemeinsames Merkmal die grauen Unterflügeldecken; nur *cyrenaicae* mit seinen isabellfarbenen Unterflügeldecken macht eine Ausnahme. Rötliche Unterflügeldecken haben die Theklalerchen der Ostafrika-Gruppe.

Die Gliederung der Atlasländer-Gruppe in drei Zonen: Küstenstreifen, inneres Hochland und Sahara-Rand tritt bei der Theklalerche noch deutlicher als bei der Haubenlerche hervor. Die Populationen des Küstenstreifens habe ich zu einer Subspecies *ruficolor* vereinigt. Wie bei den Haubenlerchen verläuft an der Küste der Größenklin von Ost nach West. Als besonders kurzflügelig macht die Population von Tanger eine Ausnahme. Bei den Haubenlerchen finden wir gleiche Verhältnisse. Die Populationen des algerischen Hochplateaus stellen die langflügeligsten Theklalerchen. Jedoch liegt der Mittelwert nicht so viel höher über den Mittelwerten der anderen Glieder der Gruppe, wie es mit *G. c. randonii* bei den Haubenlerchen der Fall ist. Vielleicht ist *randonii* stärker isoliert als die sympatrische Theklalerchenform[1]). Vielleicht ist auch die Theklalerche besser angepaßt und die Selektion weniger scharf als bei der Haubenlerche. Endlich könnte man noch erwägen, ob die Theklalerche erst später eingewandert ist als die Haubenlerche.

Am Nordrand der Sahara verläuft der Größenklin der Flügellänge von West nach Ost (Abb. 39) *Cyrenaicae* steht wohl *carolinae* ferner als sich die entsprechenden sympatrischen Subspecies der Haubenlerchen stehen. Die südmarokkanische Population *theresae* ist sehr langflügelig. Die Haubenlerchen Südmarokkos zeichnen sich dagegen nicht durch besondere Langflügeligkeit aus. Auch hier möchte ich annehmen, daß diese Unterschiede

[1]) Auffällig niedrig ist die Bestandsdichte von *G. c. randonii*, während *G. t. superflua* auf dem algerischen Hochplateau ausgesprochen häufig ist (Niethammer mdl.).

darauf beruhen, daß die Theklalerche erst spät Südmarokko und Rio de Oro erreicht hat.

Dorst und Pasteur (1954 a) gliedern die Theklalerchen Marokkos nach anderen Gesichtspunkten (Oberseitenfärbung). Danach besiedelt die Nominatform ganz Nordmarokko in der Ebene bis Marrakesch südwärts. *Superflua* dringt aus dem Muluya-Tal in einer schmalen Zunge bis nach Kasba Tadla vor. Den Südwesten Marokkos besiedelt *ruficolor*.

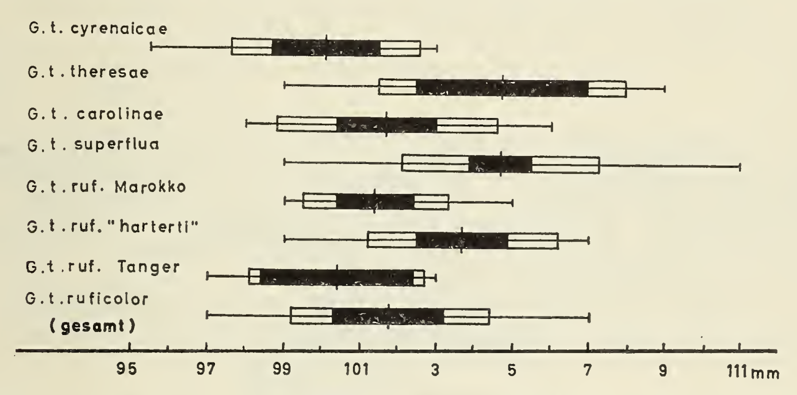


Abb. 39. Flügellänge (♂) der Subspecies der Atlasländer-Gruppe der Theklalerche.

c) Die Ostafrika-Gruppe

8. *Galerida t. praetermissa* (Blanford), Tigré, Äthiopien.

Flügel	14 ♂	BR	98—106,5 mm	101,9 ± 0,77 mm	2,8 %
Schnabel	14 ♂	BR	12— 15,5 mm	13,3 ± 0,39 mm	11,0 %
Gewicht	1 ♂		34,5 g		
Schwanz	14 ♂	BR	55—62 mm	58,7 ± 0,67 mm	4,3 %

Praetermissa ist langschnäblig und kurzschwänzig. Die mittlere Schwanzlänge macht nur 57,7 % der mittleren Flügellänge aus. Bei *ruficolor*, die die gleiche Flügellänge wie *praetermissa* besitzt, macht die Schwanzlänge dagegen 61,3 % der mittleren Flügellänge aus. Die Kurzschwänzigkeit hat *praetermissa* mit *G. malabarica* gemeinsam. Bei *malabarica* macht die mittlere Schwanzlänge nur 56,5 % der mittleren Flügellänge aus. Dagegen ist *malabarica* nicht sonderlich langschnäblig. Die Färbung der Oberseite ist durch die verbreiterten, tief dunkelbraunen Federmitten gekennzeichnet. Ridgway: mummy brown (XV). Die Federränder sind rötlich-braun. Ridgway: pinkish cinnamon (XXIX), teils light pinkish cinnamon (XXIX). Insgesamt wirkt die Oberseite dunkelbraun gefleckt. Die Unterseite ist rostgelblich gefärbt.

Verbreitung: Ein schmaler Streifen, der durch die Hochländer Äthiopiens von Asmara, Eritrea im Norden bis Arussi-Galla im Süden verläuft. Im Westen reicht *praetermissa* bis zum Blauen Nil; im Osten bilden die höchsten Erhebungen des Hochlandes die Grenze.

9. *Galerida t. elliotti* Hartert 1897, Dagabur, Ogaden, Äthiopien.

Flügel	18 ♂	BR	92—103 mm	98,1 ± 0,71 mm	3,1 %
Schnabel	17 ♂	BR	10—13 mm	11,2 ± 0,20 mm	7,4 %
Schwanz	16 ♂	BR	54—63 mm	58,3 ± 0,80 mm	5,4 %

Elliotti ist eine kurzflügelige und kurzschnäblige Subspecies. Die mittlere Schwanzlänge erreicht 59,5 % der mittleren Flügellänge. *Elliotti* macht oberseits einen gefleckten Eindruck. Der Grundton ist gelblich sandfarben. Die dunkelbraunen Federmitten sind nicht verbreitert wie bei *praetermissa*. Auf der Unterseite stehen viele Kropfflecken dicht beieinander.

Verbreitung: Das Hügelland im Südosten Äthiopiens und das Hügelland in Britisch Somalia. Einzelne Funde stammen aus dem Nordwesten von Italienisch Somalia.

10. *Galerida t. huriensis* Benson 1947, Huri Hills, Nord-Kenia.

Flügel	7 ♂	BR	90—101 mm	97,3 ± 1,55 mm	4,2 %
Schnabel	7 ♂	BR	11—12 mm	11,4 ± 0,17 mm	4,0 %

Huriensis ist die kurzflügeligste Subspecies der Theklalerchen. Sie ist aber nicht merklich kurzschnäblig. Oberseits ist *huriensis* sehr dunkel, schwarz-braun, viel dunkler als *elliotti*. Diese Färbung stimmt gut mit dem schwarzen Lavaboden ihrer Heimat überein. Die Haubenlerche scheint in der engeren Heimat von *huriensis* zu fehlen. Denn *huriensis* kommt in der Umgebung von Marsabit nur bis 37 km nördlich von Marsabit vor. Die Haubenlerche wurde aber erst 45 km nördlich von Marsabit gefunden.

Verbreitung: Die Huri Hills an der Grenze zwischen Äthiopien und Kenia. Die nähere Umgebung von Marsabit östlich des Rudolfsees.

Zusammenfassung:

Als gemeinsames Merkmal weisen die Subspecies der Ostafrika-Gruppe isabellfarbene Unterflügeldecken auf. Dieses Merkmal haben sie mit den Haubenlerchen gemeinsam. Die rötlichen Unterflügeldecken haben als ursprüngliches Merkmal zu gelten. *Praetermissa* nimmt eine Sonderstellung in der Ostafrika-Gruppe ein: Als Hochlandform ist sie verhältnismäßig langflügelig (siehe Abb. 40). Nach Färbung und Schwanzlänge ist sie der indischen *G. malabarica* verwandt. Der Schnabel von *praetermissa* ist auffallend lang. In dieser Hinsicht kann man sie mit *Galerida c. randonii* vom algerischen Hochplateau vergleichen. Hier scheint eine Anpassung an Hochsteppen vorzuliegen.

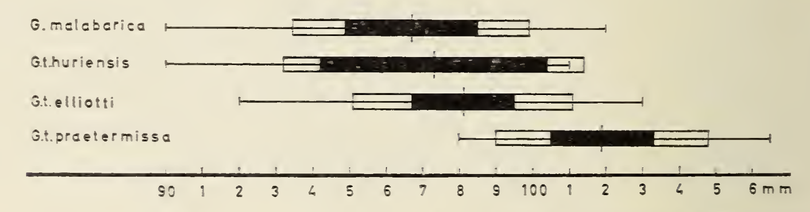


Abb. 40. Flügellänge (♂) der Subspecies der Ostafrika-Gruppe der Theklalerche.

Elliotti und *huriensis* sind die kurzflügeligsten Subspecies der Theklalerche. Trotz verschiedener Oberseitenfärbung, die jeweils der Bodenfarbe gleichen, stehen sich diese beide Formen nach Flügellänge und Schnabellänge sehr nahe.

Eine Mittelstellung zwischen der Ostafrika-Gruppe und der Atlasländer-Gruppe nimmt *G. t. cyrenaicae* ein.

d) Die Subspecies von *Galerida theklae* in Europa und Afrika

Die Theklalerche hat nur einen Bruchteil des von der Haubenlerche eingenommenen Areals besiedelt (siehe Abb. 41). Beiden *Galerida*-Arten ist die Variation der Oberseitenfärbung, der Flügel- und Schnabellänge gemeinsam. Bei beiden *Galerida*-Arten ist in Afrika bei diesen einzelnen Populationen die Oberseite wie der Boden gefärbt. Soweit Hauben- und

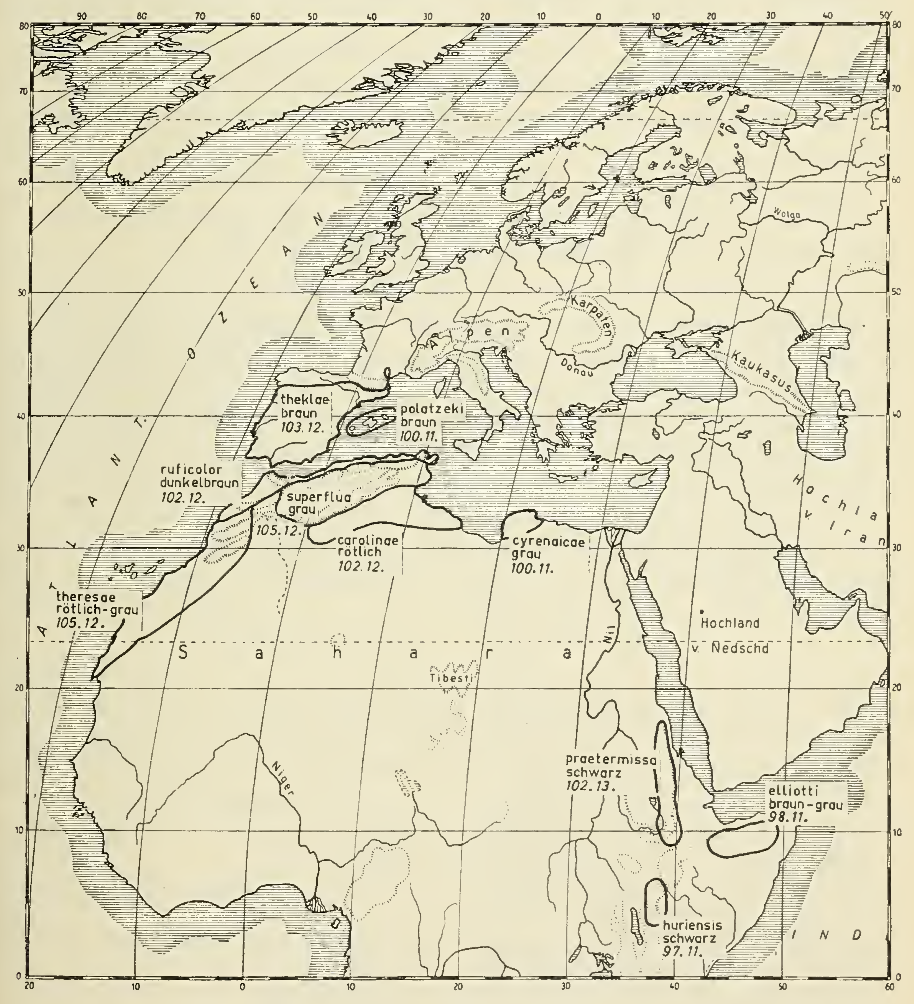


Abb. 41. Areale der Subspecies der Theklalerche (*G. theklae*). Angegeben sind: Subspeciesname, Oberseitenfärbung, abgerundeter Mittelwert der Flügellänge (♂) und der Schnabellänge (♂).

Theklalerchen sympatrisch leben, gleichen sie sich auch in der Oberseitenfärbung. Eine Ausnahme bilden die Populationen der Cyrenaika: *G. c. festae* ist rötlich braun; *G. t. cyrenaicae* ist milchgrau. Aber die Färbungsunterschiede sind nicht so erheblich, wie es zunächst erscheint. Ein erheblicher Färbungsunterschied besteht auch bei den Lerchen am Rudolfsee. Hier ist *G. c. somaliensis* beige-isabell und *G. huriensis* schwarz; allerdings ist wirkliche Sympatrie noch nicht erwiesen: die Theklalerche reicht bis 37 km nördlich von Marsabit; die Haubenlerche erscheint erst bei 45 km nördlich von Marsabit.

Gleich der Haubenlerche besitzt die Theklalerche im algerischen Hochplateau eine Riesenform. Langflügelige Theklalerchen finden sich aber auch in Südmarokko und in Spanien bei Salamanca, nahe der nördlichen Verbreitungsgrenze. Bei beiden Arten leben die kurzflügeligsten Populationen an der südlichen Verbreitungsgrenze, bei *cristata* in Kamerun und bei *theklae* in Kenia und Somalia, wo die Haubenlerchen zwar klein, aber nicht zwerghaft sind.

Langschnäblig ist die Atlasländer-Gruppe mit Ausnahme der Randformen *theresae* und *cyrenaicae*. Extrem langschnäblig ist die äthiopische *praetermissa*, besonders kurzschnäblig dagegen die Inselrasse *polatzeki*.

Auf Grund der Isolierung in zwei disjunkten Arealen sind die Gruppen der Theklalerchen im Vergleich zu den Haubenlerchen stärker differenziert. Die stärkeren Unterschiede innerhalb der Ostafrika-Gruppe deuten das höhere Alter dieser Gruppe an. Denn offensichtlich hat sich die indische *G. malabarica* von einer ostafrikanischen Stammform abgezweigt, deren heutige Vertreter die Subspecies *praetermissa* darstellen. Im ostafrikanischen Raum müssen wir das Ursprungsland der Theklalerche suchen.

Ihre heutige Verbreitung ist die Folge einer langen Geschichte, in der die Konkurrenz mit der Zwillingsart eine entscheidende Rolle gespielt hat. Dieser Problemkreis wird im folgenden Abschnitt über die Ökologie erörtert.

Schrifttum

Archer, G. F., and E. M. Godman (1961): The birds of British Somaliland and the gulf of Aden. — Vol. III. London.

Blanchet, A. (1951 und 1957): Oiseaux de Tunesie I. Mem. Soc. Sci. Nat. Tunis Nr. 1/2 (Fasc. 1/2). p. 1—246.

Cott, P. A. (1957): Adaptive Coloration in animals. — London.

Dekeyser, P. L. (1954): Contribution à l'etude du peuplement de la Mauretanie, Oiseaux. — Bull. IFAN. **16**, p. 1248—1293.

Dorst, J., und G. Pasteur (1954 a): Les cochevis du Maroc. — Bull. Soc. Sci. nat. Maroc, **34**, p. 255—261.

—, — (1954 b): Notes ornithologiques prises au cours d'un voyage dans le Sud Marocain. — Oiseau. **24**, p. 248—266.

Friedmann, H. (1937): Birds collected by the Childs Frick Expedition to Ethiopia and Kenya Colony. Part 2. Smith. Inst. Bull. **153**.

Hartert, E. (1910): Die Vögel der Palaearktischen Fauna. — Berlin. Bd. 1, pp. 226.

— 1921/22): Die Vögel der Palaearktischen Fauna. — Bd. 3, Berlin. pp. 2084.

— (1923): Die Vögel der Palaearktischen Fauna. Nachtrag I. — Berlin. pp 27.

Hartert, E., und G. Steinbacher (1938): Die Vögel der Palaearktischen Fauna. Ergänzungsband. — Berlin. pp. 113

Kumerloeve, H. (1961): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens. — Bonn. Zool. Beitr. Sonderheft 1961.

Lynes, H. (1924): On the birds of North and Central Darfur ... — Ibis. p. 399 to 446, 648—719.

Meinertzhagen, R. (1951/52): Review of the Alaudidae. — Proc. Zool. Soc. London. **121**, p. 81—132.

Moreau, R. E. (1930): On the age of some races of birds. — Ibis **72**, p. 229—239.

Niethammer, G. (1955): Zur Vogelwelt des Ennedi-Gebirges. — Bonn. Zool. Beitr. **6**, p. 29—80.

Ridgway, R. (1912): Color standards and color nomenclature. — Washington.

Ticehurst, C. B., and H. Whistler (1928): On the Avifauna of Galicia. — Ibis, p. 663—683.

Vaurie, Ch. (1951): A study of Asiatic Larks. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. vol. **97**, p. 431—526.

— (1959): The Birds of the palearctic Fauna. Passeriformes. — London.

Watson, G. E. (1962): A revision of Balkan, Aegean and Anatolian crested larks. — Bull. B.O.C. **82**, p. 9—18.

III. Die Ökologie der *Galerida*- Arten

a) Die Höhenverbreitung

Die Höhenverbreitung der Zwillingsarten ist von der geographischen Breite abhängig. Fortschreitend nach Süden besiedeln sie immer höhere Regionen. Wo beide Arten sympatrisch sind und auch sonst unter gleicher geographischer Breite, steigt die Theklalerche höher als die Haubenlerche. Dies mag mit ihrem bevorzugten Biotop, der Strauchheide, zusammenhängen, der im Gebirge höher hinaufreicht als der Biotop der Haubenlerche.

Haubenlerche:

Ort	geogr. Breite	Höhe
Altenberg (Erzgeb.) (Klengel 1921)	50,30° N	750 m
Alpen (Corti 1955)	47°	590 m
Linares de Riofrio (Salamanca, Spanien M. Abs, 1958)	41° N	950 m
Atlasländer (Bälge Mus. Koenig, Bonn)	33° N	1260 m
Air (Villiers 1950)	18° N	1600 m
Darfur (Lynes 1924)	13° N	2800 m

Theklalerche:

Ort	geogr. Breite	Höhe
Südfrankreich (Mayaud 1931)	43° N	300 m
Linares d. R. (Salamanca, M. Abs, 1958)	41° N	950 m
Sierra Nevada Spanien (Lynes 1912)	37° N	1360 m
Atlasländer (Lynes 1933)	39° N	1800 m
Asmara, Eritrea (v. Zedlitz 1911)	15° N	2370 m
Äthiopien (Friedmann 1937)	9° N	3500 m

Wahrscheinlich spielt aber in Gebieten, in denen beide Arten vorkommen, auch die Konkurrenz zwischen ihnen eine Rolle. Die Theklalerche wird hier von der Haubenlerche aus den Tallagen in die Hanglagen gedrängt.

Bei der Haubenlerche steigt die obere Verbreitungsgrenze mit jedem Breitengrad um 60 m, bei der Theklalerche aber um 90 m (Mittelwerte). Die vertikale Verbreitungsgrenze der Haubenlerche in Asien verläuft ohne die hier gezeigte Regelmäßigkeit.

b) Die Abhängigkeit vom Trinkwasser

Heim de Balzac (1954) beobachtete, daß Theklalerchen Wasserlöcher zum Trinken aufsuchen, obwohl sie auf Wasser, wie er meint, verzichten können. Bei einer Haubenlerche (Volierenvogel) beobachtete ich, wie sie einen Wassertropfen von einem Ilexblatt aufnahm.

Beide Arten sind wohl dazu imstande, auch ohne offenes Wasser auszukommen. Der Trinkwasserbedarf einer gekäfigten Haubenlerche wurde von mir über 7 Wochen kontrolliert. Im Mittel verbrauchte sie 4,58 ccm Wasser in 24 h. Der tägliche Trinkwasserverbrauch macht rund 11 % des Lebendgewichts aus. Der Bedarf ist aber abhängig von der allgemeinen Stoffwechsellage (vor allem von der Aktivität des Vogels), d. h. proportional dem Energieverbrauch.

c) Selektive Faktoren

In Europa zehntet der Sperber die adulte Haubenlerche am stärksten. Uttendörfer (1939) fand 99 Haubenlerchenrupfungen des Sperbers, die vorwiegend aus den Wintermonaten stammten. Einzelne Rupfungen kommen auf das Konto des Habichts, des Wanderfalken, des Waldkauzes, der Schleiereule und der Waldohreule. Rey (1907) fand eine Haubenlerche im Kropf des Merlinfalken, der als ausgesprochener Lerchenjäger gilt. Boer (1947) beobachtete, wie ein Raubwürger eine Haubenlerche schlug, und ich sah in Spanien einen Raubwürger, der eine Theklalerche vergeblich verfolgte. In Nordafrika jagt vor allem der Feldeggsfalke die *Galerida*-Arten (Blanchet 1951, Meinertzhagen 1952). Die Selektion durch Falken hat wahrscheinlich zur Ausbildung der kryptischen Färbung beigetragen. In Deutschland wurden in früherer Zeit, wie es noch heute in vielen Ländern am Mittelmeer der Fall ist, Haubenlerchen gefangen und „ihrer wohlschmeckenden Brüste wegen" gern verspeist.

Haubenlerchen erleiden die stärksten Verluste durch strenge und schneereiche Winter (v. Boxberger 1941, Wolff 1941; 1943: Verluste von 60 %; Lenski 1942; Brouwer 1943: in Harderwiyk verschwunden; Hens 1948: 18 tote Ex. gefunden: etwa 80 %!) In Ostpreußen wurde der Bestand durch den Winter 1928/29 hart getroffen (Tischler 1941). Labitte (1957 a) schätzt die Verluste der Haubenlerche in der Frostperiode Februar 1956 in Frankreich auf 33 %. In der Sowjetunion verlassen Haubenlerchen Brut-

gebiete, die länger als 144 Tage im Jahr unter Schnee liegen und wandern südwärts (Dementiev und Gladkov 1954).

L. Schuster (1944) hat jedoch gefunden, daß die Haubenlerche ihre Winterverluste schnell wieder ausgleichen kann, obwohl die Verluste an Eiern und Jungen der Haubenlerche sehr groß sind: Keine der von mir in Deutschland kontrollierten 5 Bruten flog aus. In Frankreich beobachtete Labitte (1957 b) eine Haubenlerche, die fünf Gelege mit je 4 Eiern hintereinander zeitigte, von denen mindestens vier Gelege zerstört wurden. Hudde (1959) fand demgegenüber von 3 Bruten nur eine zerstört. Hartley (1946) stellte in Palästina fest, daß aus 36 Eiern nur 18 Junge schlüpften. Als Kuckuckswirt ist die Haubenlerche erst in 6 Fällen bekannt geworden (Garling 1931; Briche 1956).

Für die hohen Verluste sind verantwortlich Katzen (Rey 1905; Garling 1931, Keil 1951, Ringfundmitteilung), Wiesel? (Rey 1905, M. Abs), Ratten Labitte (1957 b), Krähen, Elstern, Eichelhäher (Labitte 1957 b), ja sogar Spitzmäuse und selbst Laufkäfer (Rey 1905).

d) Biotope und Nahrung der *Galerida*-Arten

1. Der Biotop der Haubenlerche in Europa.

Ein Blick auf die Verbreitungskarte (Abb. 42) der Haubenlerche in Mitteleuropa zeigt, daß diese Lerche nicht gleichmäßig über Europa verbreitet ist. Die Haubenlerche bevorzugt offensichtlich Flußtäler und Tiefebenen und meidet die Gebirge. In den Alpen (Corti 1955) geht sie nur bis 590 m.

Die Haubenlerche ist ein Bodenvogel und ihren Biotop wählt sie daher nach den Bodenverhältnissen und der bodennahen Pflanzendecke. Sie liebt leichte, trockene Böden mit sandiger oder staubartig feiner Struktur. Schwere Lehmböden meidet sie. Leichte Sandböden finden sich aber vor allem in den Flußtälern und den Tiefebenen, selten dagegen in Mittelgebirgslagen.

Die Haubenlerche stellt auch an die Pflanzendecke bestimmte Ansprüche. Die Vegetation darf keinesfalls dicht geschlossen sein, sondern muß locker, ja geradezu schütter sein, so daß freie Bodenstellen vorhanden sind. Daher fehlt sie auf Weiden und Wiesen, selbst in Getreidefeldern, auch wenn der Boden ihr zusagt.

Dementsprechend trifft man die Haubenlerche in Gemüsefeldern, oft in Spargelkulturen und ebenen Weingärten (steile Weinberge meidet sie) und vor allem in Ruderalgelände, so an Kiesgruben, Gleisanlagen von Güterbahnhöfen, Flugplätzen, Trümmergelände, Müllgruben, Exerzierplätzen alten Stils, Sportplätzen, in verwahrlostem Fabrikgelände usw.

In Spanien wird Getreide nach alter Sitte sehr licht angebaut; auf dem kargen Boden, der nicht mit Kunstdünger gedüngt wird, bleiben die Halme überdies kurz. Hier lebt die Haubenlerche auch im Getreide. Vor allem ist sie aber ein Charaktervogel der Straßenränder in Dorfnähe, besiedelt aber auch anderes Kulturland; so lebt sie, wo der Graswuchs spärlich ist, auch auf Viehweiden und Brachland.

2. Die Nahrung der Haubenlerche in Europa

Haubenlerchen haben große Nahrungsreviere. Nach Dittmann (1928) sind diese im Heller bei Dresden etwa 2 ha groß. Meine Schätzungen ergeben für Nahrungsreviere bei geringer Siedlungsdichte in Spanien und im Rheinland Flächen von 4 ha. Außerdem suchen Haubenlerchen ergiebige Nahrungsplätze außerhalb der Reviere auf; so versammelten sich 6—10 Haubenlerchen am Dorfrand von Linares de Riofrio (Salamanca) an Komposthaufen aus Laubstreu. Außerhalb der Brutzeit gehen Haubenlerchen in kleinen Trupps auf Nahrungssuche.

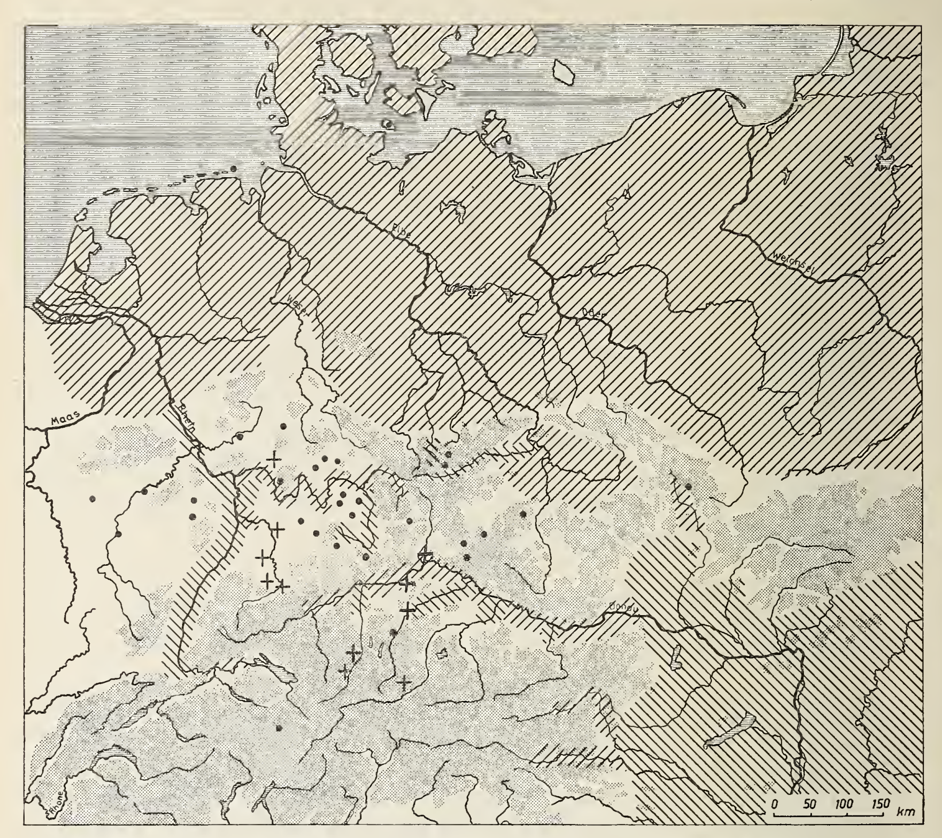


Abb. 42. Verbreitung der Haubenlerche (*G. cristata*) in Mitteleuropa).
Feines Punktraster: Höhen über 500 m.
Schraffiert: Zusammenhängende Brutgebiete.
Punkte: Einzelne Brutvorkommen.
Kreuze: Brutplatz nach 1900 aufgegeben.

Ein Großteil ihrer Nahrung (Samen und laufende Insekten) liest die Haubenlerche vom Boden auf. Halmspitzen und zarte Blättchen reißt sie in Schnabelhöhe ab. Im Boden verborgene Nahrung wird mit wuchtigen Schnabelhieben freigelegt; dabei bleiben als Spuren dieser Tätigkeit trichterförmige Löcher im Sandboden zurück. Besonders gern bohrt die Haubenlerche Löcher an Stellen, wo Dung liegt.

Langsam fliegende Insekten (Käfer?) fängt sie auch im Fluge. Getreidekörner werden durch Klopfen entspelzt. Auch größere Insekten werden weichgeklopft und verlieren dabei oft die Flügel.

Haubenlerchen haben zwar keinen Kropf, können aber wahrscheinlich Nahrung im dehnbaren Oesophagus speichern. Bei Alkoholexemplaren kann man die Weite des Oesophagus durch Wasserinjektion verdoppeln. Meine Volierenvögel fressen, wenn sie hungrig sind, schnell so viele Haferkörner, daß eine Anschwellung in der Kropfregion sichtbar wird.

Das Auswerfen von Gewöllen konnte ich erst zweimal nachweisen: 2 Gewölle fand ich in einem Transportkäfig, in dem Haubenlerchen 24 Stunden gereist waren. Ein Gewölle maß 13 $\times$ 6 mm und bestand ausschließlich aus Spelzen von Spitzsamen (*Phalaris canariensis*). Ein anderes Gewölle fand ich in meiner Haubenlerchenvoliere, in die aber auch frei fliegende Kleinvögel eindringen können; dieses Gewölle maß 16 $\times$ 8 mm und setzte sich aus Resten von Futterweizen zusammen, den ich angeboten hatte.

Aus Deutschland habe ich drei Mageninhalte vom 23. September (Wörrstadt b. Mainz) untersucht. Sie enthielten grüne Pflanzenteile, Halm- und Blattabbisse, Samen (vorwiegend Getreidekörner und einige Unkrautsamen) und endlich Insekten: Käfer (Rüsselkäfer) und eine Raupe. Rey (1907) fand eine ähnliche Nahrungszusammensetzung in drei Mägen aus dem Winter. Getreide spielt offensichtlich eine wichtige Rolle; selbst eine Anfang Juni von Rey gesammelte Haubenlerche hatte 4 Roggenkörner gefressen. Jedoch dürfte die Haubenlerche bei der geringen Siedlungsdichte in Deutschland keinen Schaden anrichten.

Kovačevič und Danon (1952) analysierten die Mageninhalte von 8 Haubenlerchen aus Kroatien aus den Monaten Juli, August, September und Oktober. Getreide, darunter auch Hirse, bildete die Hauptnahrung; nur ein Vogel hatte sich ausschließlich von anderen Samen (*Rubus* und *Chenopodium*) ernährt. Die animalische Kost bestand aus Ameisen, Rüsselkäfern, Heuschrecken, Laufkäfern, Wanzen und Schnecken. Die Autoren untersuchten auch die Nahrung von Feldlerchen und Heidelerchen; sie stimmt mit der der Haubenlerche weitgehend überein.

Von spanischen Haubenlerchen konnte ich insgesamt 19 Mageninhalte untersuchen, 16 aus der Umgebung von Linares de Riofrio (Salamanca) und 3 aus der Umgebung von Badajoz. Auf März entfielen 2, auf April 3 und auf Mai 14 Mägen. Mit Ausnahme einer Haubenlerche, die sich rein animalisch ernährt hatte, hatten alle Lerchen eine Mischkost von grünen Pflanzenteilen, Samen[1]) und Insekten[2]) aufgenommen.

Die Hauptnahrung der *Galerida*-Arten in Spanien

	cristata		*theklae*		*theklae* (Gil)
	Magenz.[1])	Stückz.	Magenz.	Stückz.	Magenz.
„Grün"	16(84)[2])	—	16(95)	—	9(31)
Getreide	7(37)	5,5(8,7)	0		2(31)
Samen	18(95)	40 (63)	17(100)	59(93)	27(93)
Gräser	9(47)	14	2(12)	2,1	1(3)
Labiaten	7(37)	8,4	8(47)	16	0
Portulacacee	2(10)	16	4(23)	2	0
Spergula	2(10)	1,5	7(41)	9	4(14)
Linaria	2(10)	0,4	7(41)	19	0
Centaurea	0	—	3(17)	1,7	0
Lavendel	0	—	0	—	8(28)
Insekten	19(100)	18(29)	16(95)	13(7)	29(100)
Ameisen	11(58)	8,4	8(47)	1,6	12(41)
Rüßler	11(58)	3,6	10(58)	7,8	13(45)
Schmetterlingsraupen	8(52)	1,7	4(23)	1,6	8(28)
Carabiden	5(28)	1,1	0	—	2(7)
Scarabaeidenlarven	0	—	4(23)	1,1	0
Scarabeiden	0	—	1(6)	0,6	12(41)
Heteroptera	1(5)	0,4	1(6)	0,1	7(24)
Tenebrioniden	1(5)	0,4	0	—	6(21)
Spinnen	5(28)	1,1	8(47)	0,5	3(10)

[1]) Mit Stückzahl ist die durchschnittlich auf einen Magen entfallende Zahl an Samen oder Insekten bezeichnet.

[2]) In Klammern beigefügte Zahlen bezeichnen Prozentwerte bezogen auf alle Mägen bzw. die durchschnittliche Stückzahl eines Magens.

---

[1]) Für die Bestimmung von Samen danke ich Herrn Dr. Eifrig, Münster, und Herrn Dr. Schmidt, Hamburg.

[2]) Für die Hilfe beim Bestimmen der Insekten danke ich dem verstorbenen Herrn Borchmann, Bonn und Herrn Dr. Mannheims, Bonn.

Die akzessorischen Elemente der Nahrung der beiden *Galerida*-Arten in Spanien

	cristata Magenz. (%)	*theklae* Magenz. (%)	*theklae* (Gil) Magenz. (%)
Samen			
Erodium	2(10)	2(12)	1(3)
Polygonum	1(5)	1(6)	0
Veronica	1(5)	0	0
Scabiosa	1(5)	0	0
Agrostemma	1(5)	0	0
Chenopodium	0	1(6)	1(3)
Ajuga	0	1(6)	0
Echium	0	1(6)	0
Leguminosen	0	0	2(7)
Lithospermum	0	0	2(7)
Lichnis	0	0	1(3)
Insekten:			
Fliegen	4(22)	3(17)	2(7)
Lamellicornia	4(22)	0	0
Staphyliniden	2(10)	0	0
Acrididae	2(10)	3(17)	3(10)
Mikrolepidopterenlarven	2(10)	1(6)	0
Hymenopteren	1(5)	1(6)	1(3)
Plecopteren	1(5)	0	0
Chrysomeliden	1(5)	0	2(7)
Canthariden	1(5)	0	0
Apiden	1(5)	0	0
Mikrolepidopt.	1(5)	0	1(3)
Cicaden	0	1(6)	0
Cynipiden	0	1(6)	0
Buprestiden	0	0	2(7)
Tipuliden	0	0	2(7)
Daculiden	0	0	1(3)
Sphaegiden	0	0	1(3)
Cetoniden	0	0	1(3)
Histeriden	0	0	1(3)
Stelzmücken	0	0	1(3)
Waffenfliegenl.	0	0	1(3)
Ohrwürmer	0	0	1(3)
Neuropteren	0	0	1(3)
Tausendfüßler	0	0	1(3)
Schnecken	0	0	2(7)

Da das Angebot von grünen Pflanzenteilen während der Vegetationsperiode reichlich ist, spielt dieser Sektor für einen Nahrungsvergleich mit der Theklalerche keine Rolle.

Getreide fand sich in 7 (37 % der untersuchten) Mägen. Wegen ihrer Größe spielen Getreidekörner trotz geringer Stückzahlen eine wichtige Rolle. Getreide ist für die Haubenlerche ein typischer Nahrungsbestandteil. Die von mir untersuchten Theklalerchen hatten kein Getreide gefressen. Die übrigen Samen, die Haubenlerchen fressen, sind erstaunlich klein (1—3 mm lang). Am häufigsten sind Samen von Gramineen (*Poa annua, Lolium*; 47 %) (siehe auch die Tabelle S. 83); an zweiter Stelle (37 %) folgen die von Labiaten (*Lamium, Stachys*); erst an dritter Stelle steht *Spergula*. *Spergula* ist eine Hauptnahrung der Theklalerche.

Die animalische Nahrung besteht vorwiegend aus Insekten. Nur 8 Spinnen konnten nachgewiesen werden. Haubenlerchen fressen hauptsächlich Ameisen und Rüsselkäfer (Curculioniden), außerdem Schmetterlingsraupen und Laufkäfer. Nur 3 Feldheuschrecken wurden gefunden; offensichtlich werden diese erst später im Jahr (Sommer) gefressen.

Gil (1944) untersuchte den Magen einer Haubenlerche, die er am 20. Mai in Candeleda (Avila) sammelte. Er fand Weizen, Raupen, Hundertfüßer und Orthopterenlarven.

Das Diagralm (Abb. 43) veranschaulicht die Nahrungsbestandteile der beiden *Galerida*-Arten. Die in allen Mägen gefundenen Insekten und Samen wurden zusammengezählt und mit 100 % bewertet. Daraus ergibt sich die mittlere Stückzahl pro Mageninhalt und der prozentuale Anteil. Bei dieser Methode werden kleine Insekten und kleine Samen überbewertet. Da aber beide *Galerida*-Arten nach gleicher Weise untersucht wurden, ist ein solcher Vergleich dennoch gerechtfertigt. Er ergibt zunächst, daß beide Lerchen-Arten viele Nahrungsbestandteile gemeinsam haben, also Nahrungskonkurrenten sind. Die Haubenlerche erbeutet allerdings mehr Insekten, und entsprechend den Unterschieden in den Biotopen frißt sie mehr Grassamen und Getreide, die Theklalerche mehr Samen von Kräutern. Von den Krautpflanzen liest die Theklalerche mehr Rüsselkäfer ab; die Haubenlerche findet mehr Ameisen.

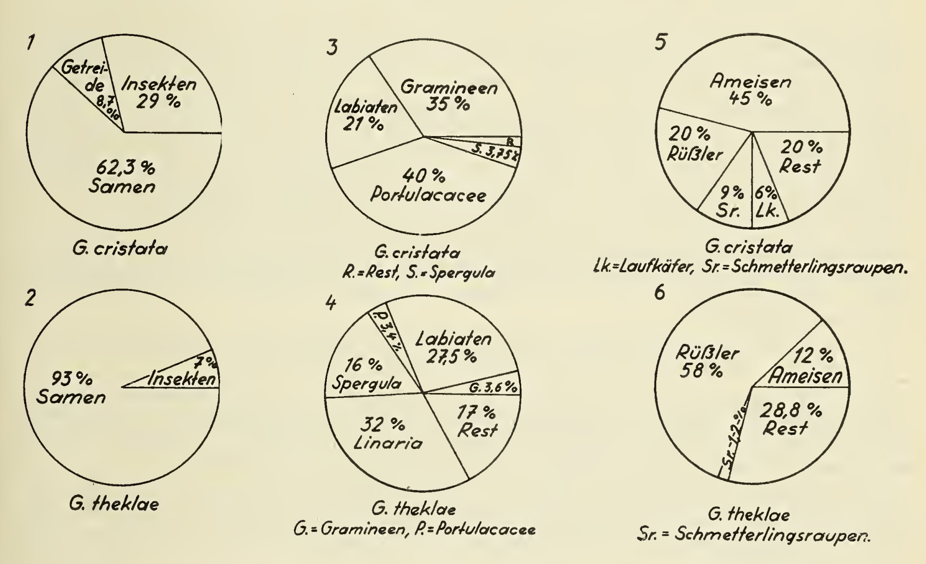


Abb. 43. Nahrungsdiagramm der *Galerida*-Arten (Spanien, Frühjahr).
N. 1/2: Der Anteil von Samen (Getreide) und Insekten.
Nr. 3/4: Der Anteil verschiedener Samen an der Samennahrung.
Nr. 5/6: Der Anteil verschiedener Insektenfamilien an der Insektennahrung.

3. Die Biotope der Theklalerche in Europa

In Südostfrankreich lebt die Theklalerche in einer Strauchheide, die sich aus Kermeseichen, Cistrosen, Rosmarin und Ginster zusammensetzt. Einst bildeten diese Strauchheiden das Unterholz eines dichten Laubwaldes, der in geschichtlicher Zeit abgeholzt wurde und infolge der Beweidung durch Ziegen und Schafe nicht wieder hochkommen konnte. Daher kann man annehmen, daß die Theklalerche erst in geschichtlicher Zeit den kleinen Zipfel Frankreichs besiedelt hat.

An der französisch-spanischen Grenze fand ich die Theklalerche in Weinbergen und im angrenzenden steinigen Brachland, das mit Gras, Thymian und einzelnen Sträuchern bestanden ist.

In Spanien fand ich die Theklalerche nicht in den dichten Beständen der Baumheide, vielmehr begegnete ich ihr vorwiegend in lockeren Strauchheiden, deren Charakterpflanze *Cistus*, Ginster oder Thymian sein kann. Offensichtlich liebt sie kleine, sonnenbeschienene Stellen mit bloßem Boden. Diese Strauchheiden werden als Weide für Ziegen und Schafe genutzt. Bei stärkerer Nutzung nimmt die Zahl

der Sträucher ab. Oft findet man Theklalerchen auch auf steinigen Feldern und Brachland, die an solches Weideland angrenzen. Im Süden besiedelt sie auch Steineichenhaine. Im Coto Doñana endlich lebt sie auf Sanddünen (Valverde 1958).

In Spanien gewinnt man den Eindruck, daß die Haubenlerche die fruchtbaren Ebenen und Tallagen einnimmt und die Theklalerche auf die kargen und steinigen Hanglagen und Berglagen abgedrängt hat. Diese Deutung findet man auf den Balearen bestätigt, wo die Theklalerche ohne Konkurrenten lebt, da die Haubenlerche dort fehlt: hier hält sie nicht nur die Strauchheiden, sondern auch Kulturland besetzt.

Ursprünglich dürfte die Theklalerche wohl an lichten Stellen des mediterranen Laubwaldes gelebt haben, vielleicht besonders gern an steilen Hängen, wo nur einzelne Bäume gedeihen konnten.

4. Die Nahrung der Theklalerche in Europa

Für die Größe der Nahrungsreviere der Theklalerche ermittelte ich den gleichen Wert wie für die der Haubenlerche: 4 ha. Als Bodenvogel sammelt die Theklalerche ebenfalls einen Großteil ihrer Nahrung von der Bodenoberfläche. Richtiges „Löcherbohren" sah ich nicht, wohl weil ich die Theklalerche stets auf steinigem Boden beobachtete. In dieser Umgebung wendet sie zum Nahrungserwerb flache Steine um, indem sie ihren Schnabel unter den Stein schiebt und ihn mit einem kurzen seitlichen Ruck dreht. Dieses Verhalten beschreibt auch Pasteur (1958). Mit kleinen Luftsprüngen bis 1 m Höhe fängt sie fliegende Insekten, und auch ruhende Insekten werden so von Grashalmen und Büschen abgelesen.

Es liegen 17 eigene Magenanalysen der Theklalerche vor, von denen 11 aus Linares de Riofrio (Salamanca), 2 aus der Provinz Caceres (Mai) und 4 aus Badajoz (Mai) stammen. Die Analysen aus Linares verteilen sich auf die Monate April (4 Ex.) und Mai (7 Ex.).

Der Anteil der grünen Pflanzenteile ist bei der Theklalerche größer als bei der Haubenlerche. Rein vegetarisch haben sich nur 2 Vögel ernährt.

Getreide konnte ich der Theklalerche nicht nachweisen. Dagegen hat Gil (1927, 1944) bei seinen 29 Magenuntersuchungen zweimal Getreide gefunden. Die beiden Theklalerchen hat er bei Candeleda (Avila am 13. 5. und 19. 10.) gesammelt. Ausnahmsweise scheint also die Theklalerche auch Getreide zu fressen.

Bei meinen Untersuchungen stellen kleine linsenförmige Samen von *Linaria* und *Spergula* den größten Anteil. Dann folgen die Labiaten und erst danach die Gramineensamen. Bei der Haubenlerche spielen dagegen die Gramineensamen eine wichtige Rolle.

Bei der animalischen Kost sind die Rüsselkäfer am zahlreichsten. Außerdem nahmen die Theklalerchen noch Ameisen, Spinnen, Schmetterlingslarven und Scarabeidenlarven auf. Gils 29 Magenuntersuchungen, die sich auf Frühling, Sommer und Herbst erstrecken, zeigen grundsätzlich das gleiche Bild. Die Unterschiede lassen sich mit der Lage des Sammelplatzes am Südhang der Sierra de Gredos erklären. An Samen fand er am häufigsten Lavendel und *Spergula.* An Insekten stellte er vorwiegend Rüsselkäfer, Ameisen und Scarabeiden fest, sodann Raupen, Wanzen und Tenebrioniden. Als akzessorische Elemente nennt er Schnecken, Ohrwürmer (die meine Haubenlerchen in der Voliere auch gern fressen), und Tausendfüßler. Zwei Nestlinge wurden vorwiegend mit Raupen gefüttert. Außerdem erhielten sie Schnecken (*Helix*), Ohrwürmer und Fliegen.

Der Mageninhalt dreier Theklalerchen aus Mallorca (von A. v. Jordans im Frühjahr 1927 gesammelt und seitdem lufttrocken aufbewahrt) ließ sich noch gut bestimmen. Diese Vögel hatten die Samen von Flockenblumen (*Centaurea*), Natternkopf (*Echium*) und Reiherschnabel (*Erodium*) gefressen, außerdem viele Rüsselkäfer und einige Ameisen, Spinnen und Wanzen.

Wie aus dem Diagramm (Abb. 43) hervorgeht, liegt bei der Theklalerche der Anteil der Samenkost an der gesamten Nahrung merklich höher im Vergleich zur Haubenlerche. Wahrscheinlich sind die Biotope der Theklalerche ärmer an Insekten als die der Haubenlerche. Dagegen sind die Biotope der Theklalerche reicher an Krautpflanzen und dementsprechend findet sie auch mehr Samen sol-

cher Pflanzen als Samen von Gramineen. Rüßler und Ameisen werden von beiden Arten bevorzugt, aber die Theklalerche frißt mehr Rüßler, die Haubenlerche nimmt dagegen mehr Ameisen auf. Diese Unterschiede dürften ebenfalls durch Unterschiede in den Biotopen bedingt sein. Die Gemeinsamkeiten in der Insektennahrung lassen auf Nahrungskonkurrenz schließen.

5. Die Biotope der Haubenlerche in den Atlasländern

Entlang der Küste lebt die Haubenlerche auf Ruderalgelände und in Getreidefeldern. Im Landesinnern besiedelt sie die weiten Halfagras- und Artemisia-Steppen, in der Wüste findet man sie in Vegetationsinseln an den sandigen Ufern der Trockenflüsse. Diesem Biotop gleicht auch der mit *Tamarix*büschen bestandene Sandstrand, auf dem man die Haubenlerche ebenfalls antrifft. In Rio de Oro sah sie Valverde (1957) nur an 5 Plätzen: einmal an einem Brunnen und sonst auf Grasstreifen am Rand der Trockenflüsse. In Rio de Oro sind feste menschliche Siedlungen, an die sich die Haubenlerche anschließen kann, selten. Die Viehzüchter müssen mit ihren Herden weite Wanderungen zum Wasser unternehmen. Ihnen kann die ortstreue Haubenlerche nicht folgen, was ihre Seltenheit in diesem Gebiet erklärt.

In der Cyrenaika lebt die Haubenlerche am Strand und auf der halbwüstenartigen Hochebene (Festa 1925). Hartert (1923) fand ein Nest in einem Grasstück neben einem Feld und beobachtete die Haubenlerche im offenen Gelände, das unseren Ruderalflächen gleicht.

In vorgeschichtlicher Zeit waren die Atlasländer bewaldet, so daß die Haubenlerche nur am Strand und am Ufer der Flüsse geeignete Biotope gefunden haben wird, ehe der Mensch durch Abholzung die weiten Steppen geschaffen hat. Diese Waldzonen von einst mögen die Schranken gewesen sei, die die verschiedenen Populationen der Haubenlerche in den Atlasländern isoliert haben.

6. Die Nahrung der Haubenlerche in den Atlasländern

Mägen von 5 Haubenlerchen, die Niethammer Mitte Dezember in der Umgebung von Casablanca gesammelt hatte und die ich untersuchen konnte, enthielten vor allem Ameisen, die bei der warmen Witterung aktiv gewesen waren, daneben auch Getreide. Blanchet (1951) teilt den Mageninhalt von 11 tunesischen Haubenlerchen mit, die er von Januar bis Juni gesammelt hatte. Die Vögel hatten vorwiegend kleine Samen gefressen und nur viermal Getreide. Nur einmal notierte er Insektennahrung. Nach meiner Ansicht müßte die Insektennahrung eine größere Rolle spielen; wahrscheinlich ist dies Blanchet zum Teil entgangen.

Im Magen von 7 Haubenlerchen aus Tripolitanien (April) fanden sich etwa zu gleichen Teilen Samen und Insekten, zumeist Heuschrecken (Moltoni 1935).

Rein vegetarisch hatten sich 5 Haubenlerchen aus Rio de Oro ernährt, die Valverde (1957) im Juni gesammelt hat; er fand nur Getreide und andere Samen. Es ist anzunehmen, daß bei der Hitze, die zu dieser Zeit dort herrscht, das Insektenleben im Juni tagsüber bereits zum Erliegen kommt.

Lynes vermerkte auf den Etiketten von 6 Haubenlerchen, die er bei Missour (Muluya-Tal) Ende März gesammelt hat, als Nahrung ausschließlich Körner.

7. Die Biotope der Theklalerche in den Atlasländern

Wie in Spanien kommt auch in den Atlasländern die Theklalerche in den Strauchheiden, die oft vom Judasdorn (*Zizyphus*) gebildet werden, vor; außerdem lebt sie in Getreidefeldern, Weingärten und Olivenhainen. Im Dezember traf ich sie zusammen mit Haubenlerchen auf Saatfeldern an. In südlicheren Regionen besiedelt sie die Halfagrassteppen, die Kakteenpflanzungen und die Bestände von *Euphorbia cactoides*. Oft findet sich die Theklalerche auf spärlich bewachsenen Hügeln. An den Trockenflüssen lebt sie im Oleandergesträuch und in der Gebüschzone am Rand des Flußbettes. Am Nordrand der Sahara trifft man sie auch in vegetationsarmen Wüstenstrecken.

Hartert (1923) fand die Theklalerche in der Cyrenaika nur an vegetationsarmen Hügeln auf dem Hochplateau. Nach eigenen Beobachtungen besiedelt sie dort auch den mit Strauchheide bedeckten Steilabfall des Hochplateaus zur Küstenebene.

In Südmarokko und Rio de Oro lebt die Theklalerche in der buschreichen Strandvegetation (*Euphorbia echinus, Tamarix, Lycium*). Im Inneren von Rio de Oro ist sie häufiger als die Haubenlerche. Dort traf sie Valverde in feuchten, von Gebüsch gesäumten Senken und in den Gebüschstreifen der Trockenflüsse, außerdem in Gärten, Getreidefeldern und auf Ruderalstellen an Brunnen.

Als ursprüngliche Biotope müssen wir die buschreichen Flußränder und Strandbiotope sowie Steilhänge annehmen.

8. Die Nahrung der Theklalerche in den Atlasländern

9 Theklalerchen, die Niethammer im Dezember in der Umgebung von Casablanca an den gleichen Plätzen wie die Haubenlerchen (s. o.) gesammelt hatte, hatten vorwiegend Samen des Natternkopfes (*Echium*) und einer Portulacacee aufgenommen. Die Theklalerchen hatten merklich weniger Insekten gefressen als die Haubenlerchen vom gleichen Platz: Ameisen und Rüsselkäfer. Eine Theklalerche hatte auch Körner eines Wildhafers (*Avena fatua*?) aufgenommen. Außerdem hatten sie noch Insekteneier und Fliegenpuppen gefressen. Aus diesen Befunden kann man schließen, daß die Haubenlerche die Zwillingsart von den Ameisenfundplätzen mit Erfolg verdrängen konnte.

Blanchet (1951) untersuchte die Mageninhalte von 20 tunesischen Theklalerchen (Januar, Februar, März, April, Juni, November). Sie hatten nach den summarischen Vermerken des Autors fast nur kleine Samen gefressen; lediglich bei einem Vogel notierte er Insektennahrung. Eine im Januar gesammelte Theklalerche hatte Getreide aufgenommen. Dreimal fand Blanchet Reste von Schnecken im Magen. Bei der oberflächlichen Analyse scheint dem Autor die Insektennahrung fast völlig entgangen zu sein

Die von Moltoni (1935) untersuchten 14 Theklalerchen aus Tripolitanien (April) hatten viele Heuschrecken gefressen. Bei einem Vogel fand der Autor ein Gerstenkorn.

Valverde (1957) hat eine größere Anzahl Mageninhalte von Theklalerchen aus Rio de Oro untersucht. Im April herrschen noch Heuschrecken und Käfer vor, im Mai und Juni aber hatten die Vögel nahezu ausschließlich Samen von Gräsern, Wolfsmilch und Gerste gefressen. Valverde vermutet, daß die Art der Nahrung von der Zugänglichkeit von Trinkwasser abhängig ist. Dagegen möchte ich annehmen, daß die Theklalerchen ihre Nahrung wegen des Rückganges des Insektenlebens am Ende der Vegetationsperiode infolge der Hitze auf Samen umstellen mußten.

Wahrscheinlich spielten gerade zur Brutzeit die Heuschrecken als Nahrung eine wichtigere Rolle, als es aus den wiedergegebenen Befunden ersichtlich wird. Wenn sich die Möglichkeit bietet, nimmt auch die Theklalerche Getreide auf.

9. Die Biotope der Haubenlerche in den Nilländern

Im Nildelta und im Niltal hat sich die Haubenlerche eng an den Ackerbau angeschlossen. Am Rande des Deltas lebt sie in dem Steppengürtel, in dem Viehzucht betrieben wird. Es ist bemerkenswert, daß diesen Biotop eine andere Rasse (*maculata*) besiedelt. Haubenlerchen sind in Ägypten auf das Niltal und die Oasen Fayum und Wadi Natron beschränkt; sie fehlen in den weiter abgelegenen Oasen sowie in der menschenleeren arabischen und libyschen Wüste. Recht ursprüngliche Biotope scheinen die von Haubenlerchen bewohnten, mit Straußgras (*Agrostis*) bewachsenen Inseln im Nil zu sein. Am Roten Meer lebt die Haubenlerche im Strandbiotop und in Ruderalgelände, wie im Hafen von Port Sudan, wo ich sie beobachtete.

10. Die Nahrung der Haubenlerche in den Nilländern

Die Mageninhalte von 10 Haubenlerchen, die Dr. Hoogstraal bei Abu Rawash (Kairo) in den Herbstmonaten gesammelt hatte, zeigten folgende Zusammensetzung: 3 Vögel hatten sich rein vegetarisch ernährt. Die Samennahrung setzt

sich aus Getreide (Weizen und Durra), Hirse, Gramineensamen und *Chenopodium* zusammen. Unter der sehr geringen animalischen Kost fand sich auch ein winziger Skorpion. Folgende Tabelle gibt die Zusammensetzung wieder:

Art:	Summe der Stückzahlen
Getreide (Weizen, Durra, Reis):	11
Hirse (*Panicum crusgalli*): (*P. capillare*)	289
Gramineen (z. B. *Cynodon dactylon*):	565
Chenopodium spec.:	238
übrige Samen: (z. B. *Amaranthus retroflexus*)	56
Spinnen:	2
Ameisen:	6
Insektenlarven:	3
animalische Kost zusammen:	12

Zwei Haubenlerchen von El Damer (Sudan, September) hatten ebenfalls Hirse, *Chenopodium* und einige Rüsselkäfer gefressen.

11. Die Biotope der Haubenlerche in Somalia und Kenia

In Somalia ist die Haubenlerche ein Charaktervogel der Strandzone. Hier stehen auf sandigem Boden einzelne Büsche; Kraut- und Graswuchs ist spärlich (Archer und Godman 1937). Das Areal der Haubenlerche ist auf die etwa 30 km breite Küstenebene beschränkt. Auch in menschlichen Siedlungen. Die Theklalerche lebt dagegen im Hügelland und auf den Steppen im Landesinneren. Archer und Godman (1961) bezweifeln die Sympatrie der beiden *Galerida*-Arten in Somalia.

Am Rudolfsee bewohnt die Haubenlerche nach Meinertzhagen den Sandstrand. Bei Marsabit sammelte Benson (1945) einen Vogel in einer Sandwüste, in der zur Regenzeit etwas Gras wuchs.

12. Die Nahrung der Haubenlerche in Somalia und Kenia

Chesney vermerkt auf den Etiketten von zwei bei Marsabit gesammelten Vögeln als Mageninhalt Insekten und Samen. An der Somaliküste frißt sie Samen und Triebe von *Suaeda* (Meinertzhagen 1951).

13. Die Biotope der Theklalerche in Ostafrika

In Äthiopien findet man die Theklalerche auf den Hochebenen (über 2300 m). Nach v. Zedlitz (1911) bevorzugt sie unbebautes, steppenartiges Gelände. Archer und Godman (1937) haben die Theklalerche in Somalia im „Haud" gefunden. Das ist eine öde, wellige, offene, mit einzelnen Büschen bestandene Fläche, auf der die Viehherden der Somalis weiden. Soweit aus den Fundorten zu ersehen ist, leben nur bei Boramo beide *Galerida*-Arten nebeneinander (außerhalb der Brutzeit).

In Kenia (bei Marsabit) fand Benson die Theklalerche auf einer von Lavageröll bedeckten Grassteppe.

14. Die Nahrung der Theklalerche in Ostafrika

Ein bei Marsabit gesammelter Vogel hatte verschiedene Samen und grüne Pflanzenteile gefressen. Ein ebenfalls dort gesammelter Jungvogel hatte Heuschrecken erhalten.

15. Die Biotope der Haubenlerche in der Sahelzone

An der afrikanischen Atlantikküste findet man die Haubenlerche in der Strandvegetation, während sie in den Oasen von Mauretanien die Getreidefelder und Ruderalplätze in unmittelbarer Nähe von Gebäuden bevölkert. Auch in den übri-

gen Landstrichen bevorzugt sie Felder und die offene Buschsteppe, auf der die großen Herden der Eingeborenen weiden. Bates (1930) betont das Auftreten der Haubenlerche auf kultiviertem Boden besonders im Nigertal. Dort fanden auch Niethammer und ich sie am Rand einer Siedlung auf der mit Büschen bestandenen Uferböschung. Im Aïr (1600 m) und im Darfur (oberhalb 2000 m) lebt die Haubenlerche in größerer Höhe. Im Aïr besiedelt sie die Trockenflußränder und andere steinige, mit einzelnen Grashorsten bestandene Flächen. In Darfur dagegen scheint sie in einer mittleren Zone, wo Ackerbau getrieben wird, zu fehlen. Hier bevölkert sie die mit einer kurzen Grasdecke überzogene Hochebene, die an anderen Stellen eine Farn- und Heidevegetation trägt. Lynes (1924) nennt die Haubenlerche einen auffälligen Charaktervogel dieser Hochfläche, auf die man nur im Herbst und Winter Vieh zur Weide bringt. Menschliche Siedlungen bestehen hier nicht.

16. Die Nahrung der Haubenlerche in der Sahelzone

Die einzige Haubenlerche aus der Sahelzone, die Niethammer am Niger bei Gao (Januar) sammelte, hatte über 200 kleine Samen gefressen, vor allem von zwei Gramineen (*Pennisetum, Dactylocnemium aegyptiacum*).

17. Die Biotope der Haubenlerche in der Sahara

Lavauden (1926) fand die Haubenlerche (*helenae*) bei Fort Polignac in den Kulturen der Siedlung. Niethammer (1954) beobachtete Haubenlerchen bei Hassi Fahl an einer Wasserstelle, ebenso bei In Abbangarit (*jordansi*). Dort bildet eine Crucifere (*Schouwia Schimperi*) die Charakterpflanze der Steppe. In der Nähe fand er Haubenlerchen in einem von Akazienbüschen bestandenen Tal. Außerdem leben auch Haubenlerchen in der Oase Gat (Libyen). In den ägyptischen Oasen von Karga fehlt die Haubenlerche. Über die Nahrung des Vogels ist nichts bekannt.

18. Zusammenfassung über Biotop und Nahrung der Haubenlerche

Zu Unrecht bezeichnen Schnurre (1921) und Frieling (1942) die Haubenlerche als Wüstenvogel. Nach der hier gegebenen Übersicht ist sie vielmehr in den Steppen beheimatet, und beim Vergleich mit der Zwillingsart stellt sich die Vorliebe der Haubenlerche für die offene lichte Grassteppe heraus.

Die Nahrung der Haubenlerche ist einmal durch ihren Biotop und zum anderen durch den Charakter eines Bodenvogels bestimmt; in ihr herrschen Grassamen und in kultivierten Gebieten Getreidesamen vor. Die animalische Nahrung besteht größtenteils aus bodenlebenden Insekten (Ameisen, Käfer.)

Die Haubenlerche ist in bezug auf Nahrung sehr anpassungsfähig. So stellten sich Volierenvögel schnell auf die Aufnahme grüner Pflanzenteile um, wenn kein anderes Futter geboten wurde.

Die ursprünglichen Steppenbiotope von *Galerida cristata* haben sich bei der Übernahme in die menschlichen Wirtschaftsformen — Getreide und Viehzucht — nur wenig gewandelt. Daher vollzog sich die Bindung der Haubenlerche an den Menschen ohne Schwierigkeiten.

In Gebieten intensiven Ackerbaus, wo die Haubenlerche gemessen an ihrer hohen Populationsdichte zusagende Bedingungen findet, wie im Nil-

delta und an der Küste der Atlasländer, hat sie dunkle, kurzflügelige Formen ausgebildet. Auf den Ödsteppen Zentralasiens und des algerischen Hochplateaus leben dagegen die langflügeligsten Haubenlerchen. Diese Biotope scheinen für eine erhöhte Standorttreue weniger geeignet als die nahrungsreichen Gebiete der Flußoasen und des intensiven Ackerbaus. Als natürliche Biotope in Westeuropa und Nordwestafrika bleiben nur die Dünen an der Atlantikküste (z. B. in Holland), Sandflächen in weiten Flußtälern und die Ränder der Trockenflüsse (Standorte einer Pionierflora). Trotz der dort betriebenen Weidewirtschaft dürfen wir auch die Steppen der Sahelzone als natürliche Biotope ansehen. Bei der Besiedlung ihres so ausgedehnten Areals war es für die Haubenlerche sicher ein großer Vorteil, geeignete Biotope an Flußläufen und an Küsten zu finden. Wie in dem Abschnitt über die Besiedlungsgeschichte Mitteleuropas gezeigt werden sollte, haben diese Landschaften bei der Ausbreitung eine wichtige Rolle gespielt.

19. Zusammenfassung über Biotope und Nahrung der Theklalerche

Das Auftreten beider *Galerida*-Arten dicht nebeneinander an verschiedenen Stellen des Areals der Theklalerche bezeugt, daß die Ansprüche der Theklalerche an Biotop und Nahrung mit denen der Haubenlerche weitgehend übereinstimmen. Daß die Theklalerche nur in Nordwestafrika und Spanien weitgehend sympatrisch mit der Haubenlerche lebt, dazu in wohl sehr begrenztem Umfang noch in Ostafrika, scheint eher mit der Ausbreitungsgeschichte und der zwischenartlichen Konkurrenz in Zusammenhang zu stehen als mit räumlich begründeten ökologischen Unterschieden.

Buschsteppe und lockere Strauchheide sind die bevorzugten Biotope der Theklalerche.

Die Nahrung der Theklalerche entspricht ihrem Biotop, wenn man berücksichtigt, daß die Theklalerche ein Bodenvogel ist, Samen von Kräutern, bodenbewohnende und an Pflanzen lebende Insekten bilden die Hauptnahrung.

Eine Bindung der Theklalerche an die Landwirtschaft ist nur in geringem Maße vorhanden und nur lokal, wie in Südmarokko, Rio de Oro und auf den Balearen, von einiger Bedeutung.

Unter dem Einfluß der Kultivierung entstehen in der Steppe Biotope, die für die Haubenlerche geeigneter sind als für die Theklalerche. Dagegen scheint die Theklalerche dort geeignete Biotope zu finden, wo der mediterrane Wald abgeholzt und durch eine Strauchheide ersetzt wurde. Die Theklalerche geht im Gebirge höher hinauf als die Haubenlerche. Außerdem scheint die Theklalerche besser als die Haubenlerche an unübersichtliches Gelände angepaßt zu sein, wie es gerade in Gebirgen an Hängen gegegeben ist.

e) Heimat und Ausbreitung der Haubenlerche

Stegmann (1958) nimmt als Heimat der Haubenlerche Afrika an. Hier dürfte ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet in der Sahelzone zu suchen sein. Die Stammart der beiden *Galerida*-Species hat wohl den Steppengürtel südlich der heutigen Sahara in seiner ganzen Ausdehnung zwischen Atlantik und Rotem Meer bewohnt. Die westliche Population wurde dann durch die Hebung des äthiopischen Hochlandes am Ausgang des Pliozäns isoliert. Nach Anpassung an spärlich bewachsene Trockenflächen konnte die Haubenlerche durch das Niltal und daneben auf anderen Wanderwegen durch die erst später austrocknende Sahara, die damals auf weiten Strecken noch eine Buschsteppe war, nach Nordafrika vordringen. Von Nordafrika aus dürfte sie aber erst mit Viehzucht und Getreidebau nach Asien und Europa gelangt sein.

Für eine relativ junge Einwanderung nach Mitteleuropa spricht vor allem der Umstand, daß die Haubenlerche als Brutvogel auf den Britischen Inseln und Irland fehlt. Diese Tatsache findet eine leichte Erklärung darin, daß die Haubenlerche erst nach dem Einbruch des Ärmelkanals (etwa 7000 v. Chr.) nach Westeuropa gelangt ist und der Kanal eine Verbreitungsschranke bildet, die sie wie auch einige andere Kleinvögel an der Besiedlung Englands gehindert hat.

Pleistozäne Funde in Mittelfrankreich, Niederösterreich, Ungarn (Lambrecht 1933) und Asien (Piveteau 1955) legen die Annahme nahe, daß die Haubenlerche schon interglazial einmal bis Mitteleuropa vordrang, doch ist die genaue Datierung der Funde unbekannt, und hinsichtlich der Bestimmung hege ich einige Zweifel. Milne Edwards (1867—72) beschreibt einen pleistozänen Lerchen-Humerus, der bei Montmorency gefunden wurde (siehe Abb. 44). Diesen Humerus schreibt er einer Haubenlerche zu, da er nur ein Haubenlerchenskelett zum Vergleich vorliegen hatte, und schließt Feldlerche und Heidelerche auf Grund der Größe aus. Nach der Abbildung in natürlicher Größe bei Milne Edwards mißt der fossile Hume-




Abb. 44. Fossiler Humerus einer Lerche (*G. cristata*?) aus Frankreich (nach Milne Edwards) rechts, verglichen mit dem Humerus einer Haubenlerche (♂) (*G. c. cristata*) links.

rus 26,1 mm; die Humeri von 17 ♂ *Galerida cristata* messen im Mittel 26,8 mm (26—28 mm); der Humerus von einem ♂ *Alauda arvensis* mißt 26,5 mm. Nach Größe und Form lassen sich die Humeri von *Galerida cristata* und von *Alauda arvensis* kaum unterscheiden. Die von Milne-Edwards vorsichtig ausgesprochene Bestimmung des fossilen Humerus als zu *Galerida cristata* gehörig kann ich nicht als Beweis dafür ansehen, daß *Galerida cristata* schon im Pleistozän Mitteleuropa besiedelt hatte.

Die erste Möglichkeit zur Einwanderung nach Mitteleuropa bestand wohl im Boreal (6500 v. Chr. Jungsteinzeit), als die heutigen Vertreter der Steppenheideflora, die sich in der Oberrheinischen Tiefebene, im Maintal, an der oberen Donau, im Neckar- und Regnitztal und am Hang der Schwäbischen Alb bis heute erhalten hat, nach Süddeutschland einwanderten (siehe Abb. 45).



Abb. 45. Die Ausbreitung der Haubenlerche (*G. cristata*) in Mitteleuropa. Feines Punktraster: Höhen über 500 m.

■ = Fundort vor dem 19. Jahrhundert mit Jahreszahl der Publikation.
► = Wichtigste Ausbreitungsrichtungen vor dem 19. Jahrhundert.
\+ = Fundort zwischen 1800 und 1850.
● = Fundort zwischen 1850 und 1900.
> = Ausbreitungsrichtungen im 19. Jahrhundert.

Diese Gebiete sind seitdem unbewaldet geblieben und boten der Haubenlerche geeignete Biotope. Nach der Steppenheidetheorie Robert Gradmanns (Krzymowski 1961) wurden sie auch schon früh von Menschen besiedelt und waldfrei gehalten.

Die nächste Möglichkeit nach Mitteleuropa vorzudringen ergab sich für die Haubenlerche mit der römischen Eroberung. In der Antike ist die Haubenlerche aus Griechenland (Aristoteles) und Italien (Plinius) bekannt. Um Christi Geburt boten die großen Kornkammern des Römereiches in Südfrankreich und Pannonien (Westungarn) der Haubenlerche gewiß eine günstige Basis zum Vordringen nach Norden. Sie konnte im Gefolge der Römer über die Burgundische Pforte ins Rheintal vordringen.

Die folgenden 1000 Jahre bringen keine wesentlichen Veränderungen in der Vegetationsdecke Mitteleuropas, so daß wahrscheinlich für die Haubenlerche keine Möglichkeit zu weiterer Ausbreitung bestanden hat. Erst um 1000 setzt eine Zeit energischer Rodungen ein, die bis 1300 anhält (Bertsch 1951). Aus dieser Zeit haben wir auch die ersten Nachrichten über die Haubenlerche aus Deutschland: bei Albertus Magnus (1193—1280) eine Beschreibung, die auf die Haubenlerche paßt (Killermann 1910), wobei nicht feststeht, ob er den Vogel aus dem Rheintal bei Köln, wo er lehrte, oder aus dem Donautal bei Regensburg, wo er Bischof gewesen ist, kannte. Zur gleichen Zeit nennt sie Friedrich II. von Hohenstaufen (1250) in seinem Vogelbuch. Er hat seine Vogelstudien allerdings vorwiegend in Apulien betrieben, und seine Angabe mag sich deshalb nicht auf Mitteleuropa beziehen.

1360 beschreibt der Mönch Claretus (Gebhardt 1958) die Haubenlerche aus Böhmen. Hierher wird sie von Südosten aus der ungarischen Tiefebene gelangt sein.

Aus dem 16. Jahrhundert kennen wir vier Belege für die Haubenlerche im Rheintal: Köln 1544 (Evans 1903); Straßburg 1554 (Frieling 1942); Basel 1555 (Gesner 1555); Heidelberg 1600 (M. z. Lamm); ich glaube nicht, daß die Haubenlerche aus dem Osten in das Rheintal gelangt ist, vielmehr wird sie über die Burgundische Pforte aus Frankreich hierher gekommen sein. Hans Sachs nennt die Haubenlerche in einem Lied; wahrscheinlich ist sie mainaufwärts nach Nürnberg vorgedrungen. In der Mitte des 16. Jahrhunderts wird sie aus Sachsen beschrieben, und für den Beginn des 17. Jahrhunderts wird sie in Schlesien genannt. Letztere Angaben sprechen für eine Ausbreitung der Haubenlerche von Böhmen nach Norden und Nordwesten. Wenn sie dabei jährlich 1 km vorgedrungen ist, so benötigte sie für die Strecke Prag—Leipzig (200 km Luftlinie) 200 Jahre. In der Tat liegt die erste Nachricht aus Böhmen 192 Jahre vor der ersten Erwähnung aus Sachsen.

Im 17. und 18. Jahrhundert sind die Nachrichten spärlich. Die Haubenlerche breitet sich jetzt in Sachsen aus und wandert die Donau aufwärts bis Regensburg.

Zu Ende des 18. Jahrhunderts hat die Haubenlerche wahrscheinlich ganz Sachsen besiedelt. Sie war damals ein ausgesprochener Kulturfolger. Naumann (1789) nennt sie auch Haus- oder Salatlerche und sagt, daß sie ihr Nest in Gärten anlege. Weitere Kleinareale haben zu dieser Zeit wohl am Oberlauf des Mains und bei Nürnberg, an der Donau zwischen Wien und Regensburg, am Oberrhein (Mainz 1790, Sunkel 1926) und vielleicht in Schlesien bestanden.

Um 1800 (napoleonische Zeit) setzt wieder eine Ausbreitungswelle ein. Der Volksmund nannte die Haubenlerche Kosakenvogel, weil man glaubte, sie sei 1913 mit den Kosaken aus dem Osten gekommen. Als Wanderwege benutzte die Haubenlerche vor allem die vielen von Napoleon gebauten Straßen. Bis 1820 hatte sie die norddeutsche Tiefebene durchquert und erschien in Oldenburg, Berlin und 1828 in Münster in Westfalen (Westhoff 1889). Gleichzeitig drang sie von Osten und wahrscheinlich auch von Norden in Thüringen ein; C. L. Brehm (1848) hat einige Stationen des dortigen Vordringens selbst beobachtet. Am Rhein breitete sie sich nordwärts aus und wanderte die Nebenflüsse hinauf, 1830 kannte sie Brehm von Witten an der Ruhr.

Mit dem Bau der ersten Eisenbahnlinien siedelt sich die Haubenlerche an den Geleisen an: in den 40er Jahren lebt sie schon an der Strecke Nürnberg-Fürth (Gengler 1925), und 1842 sieht C. L. Brehm eine Haubenlerche auf dem Bahnhof von Riesa (Nordsachsen). In den 50er Jahren ist die Haubenlerche nordwärts bis nach Holstein, Sylt, Dänemark und Südschweden gelangt (Salomonsen 1930), die dänischen Inseln wurden aber erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts besiedelt (Seeland erst 1906). 1880 hat ein Paar bei Trondheim überwintert, und 1924 wurde der erste Brutnachweis für Norwegen bei Oslo erbracht (Lövenskiöld 1947).

Zum ersten Mal taucht die Haubenlerche jetzt in Stuttgart auf. Donauaufwärts erreicht sie Ulm und Memmingen. Von Nürnberg wandert sie um diese Zeit nach Ansbach (Gengler 1925).

Die Jahresberichte des Ausschusses für die Beobachtungsstationen der Vögel Deutschlands (Blasius et al. 1876—87), die den Zeitraum von 1876 bis 1886 umfassen, geben ein gutes Verbreitungsbild der Haubenlerche im mittleren Deutschland und Süddeutschland. In dieser Zeit gelangt die Haubenlerche nach Saarbrücken (1878), und am Rande der Mittelgebirge kommt es zu weiteren Neuansiedlungen, z. B. am Harzrand bei Walkenried, bei Neustadt/Oberschlesien, Regnitzlosau/thür. Saale, Kehlheim/Lahn, Sterburg/Braunschweig, Bad Mergentheim. Angeblich erstes Auftreten der Haubenlerche bei Altenkirchen im Zusammenhang mit dem Eisenbahnbau Deutz-Frankfurt (1863—1886) erscheint fraglich, da Suffrian (1846) das dortige Vorkommen bereits 1846 erwähnt. Um diese Zeit gelangt auch die Haubenlerche nach Holland, wohin sie von Westen und Süden vordringt. Von Westen her hat sie die Provinz Gelderland besiedelt (Schlegel 1878). Gleichzeitig ist sie aber in den Dünen an der Atlantikküste nordwärts

gewandert (Schlegel 1878). Die zu dieser Zeit erreichte Siedlungsdichte dürfte die Haubenlerche bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts aufrecht erhalten haben. Von Marshall (1886), Frieling und Schnurre werden bevorzugte Ausbreitungsrichtungen angegeben. Von dem wichtigsten Verbreitungszentrum Sachsen breitete sich die Haubenlerche nach allen Himmelsrichtungen aus, während die Ausbreitungsrichtung von den kleineren Verbreitungszentren aus durch den Lauf der Flüsse (Rhein, Donau, Weser, Regnitz, Neckar) bestimmt wurde. Für die Ausbreitung der Haubenlerchen sind zwei Ursachen zu berücksichtigen. Kalela (1946) hat die Behauptung aufgestellt, daß die Haubenlerche sich auf Grund einer Klimaänderung ausgebreitet habe. Als Standvogel ist sie starken Verlusten in strengen Wintern unterworfen; die strengen Winter sind im 19. Jahrhundert seltener geworden. Andererseits brütet aber die Haubenlerche spät, nämlich in den Monaten, für die eine Abkühlung festgestellt worden ist, so daß der Bruterfolg nicht von dieser Entwicklung begünstigt wurde. Außerdem ist in Mitteleuropa eine Erwärmung des Winters kaum spürbar. Für die Abhängigkeit der Haubenlerche vom Klima sprechen Bestandsschwankungen, die vor dem 19. Jahrhundert stattgefunden haben können: Basel: von Gesner 1555 genannt, während es bei Schneider (1887) heißt: „vor 1859 unbekannt"; Regensburg: von Schranck 1798 genannt, aber 1840 schreibt Koch, daß sie nur im Winter nach dort komme (Fürnrohr 1840);

Wien: von Willughby schon 1676 genannt, nach anderen Angaben aber 1864 noch nicht Brutvogel in Wien (Frieling 1942); Schlesien: Schon 1603 von Schwenckfeldt (Suolahti 1909) genannt, nach Pax (1925) aber erst um 1870 in das östliche Oberschlesien eingewandert;

Dänemark: 1767 beschreibt Petersen sie als Gast auf Christiansö bei Bornholm (Helms 1936), aber Jütland wird erst um 1850 besiedelt;

Ostpreußen: schon 1750 von Klein (1750, Danzig) abgebildet, während Tischler (1941) schreibt, daß die Haubenlerche erst seit 1839 ziemlich häufig sei. Niethammer (1937) hat einen Rückgang der Haubenlerche für das 17. Jahrhundert angenommen und stützt sich wohl dabei auf den Mangel an Erwähnungen aus dieser Zeit.

Zudem müßte aber nach den Daten von Ostpreußen und Regensburg noch ein Rückgang um 1800 stattgefunden haben. Das Jahresmittel der Temperatur in Jena sinkt um 1785 unter das langjährige Mittel, dann erst wieder um 1835, um erst 1860 wieder das langjährige Mittel zu erreichen. Zu dieser Zeit hat aber die Ausbreitung gerade stattgefunden.

In Berlin sinkt das Jahresmittel 1832 auf 8,5°, steigt bereits 1847 wieder auf 8,9°. Auch in Frankfurt/Main war die Periode 1753—1783 warm, die Zeit zwischen 1837 und 1856 kühler (Jahresmittel 10° resp. 9,6° C).

Demnach scheint in dieser Phase der Ausbreitung die Klimaänderung eine geringe Rolle gespielt zu haben. In der zweiten Hälfte des 19. Jahr-

hunderts begünstigte allerdings das Klima die Ausbreitung nach Skandinavien.

In Holland bietet die Neulandgewinnung durch die Polder eine reizvolle Möglichkeit, die Ansiedlung der Haubenlerche zu studieren;

1. Wieringermeerpolder: 1932/33 zuerst beobachtet, 1935 erster Nestfund. Dann Rückgang bis 1947, als wieder Brutnachweise erfolgten. 1948 wieder Rückgang, keine Brutnachweise. (Schaank 1935/37; Ljzendoorn 1947/48/50).

2. Nordoostpolder: Die erste Brut 1943, seitdem hat sich die Art laufend vermehrt bis 1952 (Muller 1943/46; Brouwer 1946; van Leeuwen 1947; Bakker 1949/52).

3. Sloterdijkermeerpolder (Amsterdam): Das Neuland wurde 1942 aufgeschüttet, und erst 1947 war ein Paar ständig dort. Seit 1948 halten sich bis 1952 zwei Paare dort auf (Walters 1949/52/53).

Kalela erwähnt eine zweite Ursache für die Ausbreitung der Haubenlerche, nämlich die Verbreitung der Kulturlandschaft mit ihren Ruderalflächen. Erst im 19. Jahrhundert kann die Haubenlerche auch andere Ausbreitungswege als die Flußtäler benutzen: Chausseen, wie für Oldenburg nachgewiesen und Eisenbahnlinien (Nürnberg-Fürth). Um den dichten Kern der Städte legen sich jetzt Vorortsiedlungen und Fabriken, wo die Haubenlerche ebenfalls geeignete Biotope findet. Endlich wachsen Getreidebau und Pferdehaltung; Pferdeäpfel sind im Winter eine wichtige Nahrungsquelle.

Übereinstimmend berichten viele Autoren, daß Haubenlerchen im Winter zur Nahrungssuche in Dörfer und Städte kommen. Darin liegt ein weiterer Beweis für die Kulturabhängigkeit der Art.

Im 20. Jahrhundert kam die Ausbreitung der Haubenlerche zum Stillstand, ja, es erfolgte sogar ein Rückgang. Die Datierung des Rückzuges ist noch schwieriger als die der Ausbreitung. Er läßt sich mit Sicherheit erst nach dem ersten Weltkrieg feststellen.

Für den Harz nennt Borchert (1927) als einzigen Brutplatz Winigerode, während im 19. Jh. viele Fundorte bekannt waren (Jahresberichte des Ausschusses für Beobachtungsstationen). Aus Sachsen berichtet Heyder (1919), daß die Haubenlerche nicht mehr bei Öderan vorkomme.

In Westfalen wird ebenfalls seit 1930 ein Rückgang bemerkt, (Kumerloeve 1950; Peitzmeier 1948); Söding (1953) beobachtet allerdings eine Zunahme nach 1948.

Für Hessen melden einen erschreckenden Rückgang in den dreißiger Jahren Gebhardt und Sunkel (1954). Bei Ansbach in Franken habe ich in den letzten Jahren nie mehr eine Haubenlerche gesehen.

Aus Württemberg ist die Haubenlerche ebenfalls verschwunden, außer in Bad Mergentheim (Löhrl 1953). In Reutlingen fehlt sie nach dem 2. Weltkrieg (Mörike 1953).

Auch in Bayern hat sie Brutplätze aufgegeben: Kelheim seit 1886, Freising seit 1926 (Wüst briefl. 1955; Wüst 1931).

In der Schweiz erfolgte ein „unvermittelt starker Rückgang am Ende der dreißiger Jahre (vor allem 1936 bis 1938) (Glutz 1962). Glutz erwähnt als Ursachen die vielen kalten Winter, das Verschwinden der Pferde und die chemische Unkrautbekämpfung auf den Bahnhöfen.

Aus Frankreich meldet d'Abadie (1962) das Verschwinden der Haubenlerche aus der Umgebung von Magnac-Laval (Hte. Vienne).

Diesen Ergebnissen stehen nur wenige Meldungen über Neuauftreten gegenüber: Burgebach/Franken (Gengler 1927), Kaufbeuren (Laubmann 1955 briefl.), sowie auf Aufspülgelände (Billwerder-Moorfleeth/Elbe 1929 ref. Tantow 1937) und in den holländischen Poldern (siehe oben).

Als Ursache für diesen Rückzug nehme ich wiederum eine Änderung der Kulturlandschaft an. Die mit Drillmaschinen bestellten Getreidefelder sind für die Haubenlerche zu dicht bewachsen. Künstliche Düngung verdrängt das Unkraut, dazu kommt die moderne Unkrautbekämpfung nach dem zweiten Weltkrieg. Die Brache, die ehemals für die Haubenlerche ideale Brut- und Nahrungsplätze bot, hat ebenfalls rapide abgenommen. In den klimatisch und ackerbaulich ungünstigeren Gebieten ging man dazu über, Getreideland in Dauerweiden zu verwandeln. Endlich sei noch die Verdrängung des Flegeldrusches durch Dreschmaschinen erwähnt.

Damit verschwand für die Haubenlerche eine ständige winterliche Nahrungsquelle. Eine zweite versiegte mit dem Rückgang der Pferdehaltung, auch verlangt die fortschreitende Motorisierung nach Straßen mit fester Decke, und mit diesen verschwindet ein wichtiger Ruderalbiotop.

In diesem Jahrhundert ist das Klima in Mitteleuropa atlantischer geworden. Für Frankfurt/Main liegen die jährlichen Regenmengen und die Regentage im Jahr über dem hundertjährigen Mittel. Auch diese Klimaänderung mag zum Rückzug der Haubenlerche gerade aus den Randlagen der Mittelgebirge beigetragen haben.

Nach dem zweiten Weltkrieg scheint die Haubenlerche wieder häufiger geworden zu sein. In den Städten siedelte sie sich auf den verunkrauteten Trümmerflächen an, z. B. in der Innenstadt von Kiel; in Hannover nur auf verunkrauteten Gleisanlagen und Fabrikhöfen, nicht auf Trümmerflächen (Schumann 1956). Im Zuge des Wiederaufbaus der Städte hat sie sich wieder an die Stadtränder zurückgezogen.

f) Heimat und Ausbreitung der Theklalerche

Als Heimat der Theklalerche gilt Ostafrika. Die indische Malabarlerche hat sich offenbar von einer Stammform der Theklalerche abgezweigt, die wohl in Ostafrika gelebt hat. Der Umstand, daß *G. t. praetermissa* aus Äthiopien stärker von anderen Theklalerchenformen abweicht, läßt auf

eine alte Ansiedlung in diesem Raum schließen. Die ostafrikanischen Theklalerchen haben, wie die Haubenlerchen rötliche Unterflügeldecken, ein Merkmal, das die Stammform schon besessen haben könnte. Die grauen Unterflügeldecken der nordwestafrikanischen Theklalerchen sind dann ein neu erworbenes Merkmal. Zu dieser Theorie paßt auch, daß in Ostafrika die beiden *Galerida*-Arten nur lokal sympatrisch leben. In diesem Gebiet ist die Anpassung an den artspezifischen Biotop seit langer Zeit zumindest bei der Theklalerche ausgebildet, die eine dunkle Rasse *(huriensis)* in Kenia und eine helle in Somalia entwickelt hat. In Somalia ist aber die Haubenlerche Küstenbewohner und zeigt darin noch den Status eines Neueinwanderers; wir hatten ja die Strandzone als einen der Wanderwege für die Haubenlerche bezeichnet.

In Nordwestafrika dagegen liegt eine vollständige Sympatrie der Zwillingsarten vor. In dieser Region leben also in höherem Grade euryöke Formen, denen eine Ausbreitung leicht war.

Durch die Hebung der äthiopischen Hochländer am Ausgang des Pliozäns trat eine Isolierung der westlichen und östlichen Populationen der Stammform ein. Aus der östlichen Population entwickelte sich die Theklalerche, von der sich schon sehr früh die Malabarlerche abzweigte. *G. t. praetermissa* in Äthiopien steht der Malabarlerche noch besonders nahe (Kurzschwänzigkeit). Demnach müßte diese Rasse die altertümlichste Form der Theklalerche sein, die sich in Äthiopien in einem Rückzugsgebiet erhalten hat.

Von Ostafrika aus hat sich die Theklalerche dann nach Nordwestafrika und Spanien ausgebreitet. Den Weg dorthin muß sie durch das Niltal genommen haben, wo sie aber heute fehlt. Wahrscheinlich durchwanderte sie das Niltal, bevor sich die Haubenlerche dort ansiedelte. Als die Kultivierung des Niltals einsetzte, entstanden für die Haubenlerche günstigere Biotope, und diese verdrängte die Theklalerche vollständig, da sie im engen, von reiner Wüste eingefaßten Niltal nicht in Randgebiete ausweichen konnte.

Die Theklalerchen der Cyrenaika stehen den ostafrikanischen noch am nächsten, da auch sie rötliche Unterflügeldecken haben. Diese enge Beziehung zwischen den Theklalerchen Ostafrikas und der Cyrenaika ist ein wichtiger Hinweis auf den Ausbreitungsweg durch das Niltal. In der Cyrenaika leben Haubenlerchen in der Küstenebene und auf der Hochfläche, Theklalerchen aber auf dem Steilhang zwischen beiden. Diese Situation zeigt sehr gut, wie die Theklalerche aus den Haubenlerchenbiotopen auf diesen für Bodenvögel ungünstigen Biotop zurückgedrängt worden ist; solch eine Rückzugsmöglichkeit bestand im Niltal nicht. Daher mußte die Theklalerche das Niltal räumen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die Theklalerche oder die Haubenlerche zuerst die Atlasländer besiedelt hat.

Dafür, daß die Haubenlerche zuerst dagewesen ist, spricht, daß ihre Rassen stärker differenziert sind und z. B. größere Unterschiede in der Flügellänge aufweisen.

Für die Theklalerche als Erstankömmling spricht, daß sie sich auf den Balearen ansiedeln konnte, wo die Haubenlerche auch heute noch fehlt. Wahrscheinlich sind aber alle Ansiedlungsversuche der Haubenlerche vor Einführung des Ackerbaus auf den Balearen gescheitert, während solche der Theklalerche gelungen sind, da sie an den Berghängen Mallorcas bereits geeignete Biotope vorfand.

Erst in jüngster Zeit dürften beide *Galerida*-Arten in Rio de Oro angekommen sein.

Die Besiedlung der Atlasländer durch die beiden *Galerida*-Arten muß in den letzten Teil des Pleistozäns gefallen sein, soweit Rassengrenzen über die einst bewaldeten Kämme des Hohen Atlas, des Tellatlas und des Sahara-Atlas laufen und dadurch Ausbreitungsgrenzen anzeigen.

Schrifttum

D'Abadie, R. (1962): Notes ornithologiques sur les confins Limousin-Poitou. — Oiseau **32**, p. 235—258.

Abs, M. (1958): Contributión a la avifauna de la provincia de Salamanca. — Ardeola **4**, p. 7—24.

Archer, G. F., and E. Godman (1937; 1961): The Birds of British Somaliland and the gulf of Aden. — Vol. I, III. London.

Bakker, D. S. A. (1949): Noordoostpolderbewoners, 8e bericht. — Limosa **23**, p. 292—315.

— (1952): Noordoostpolderbewoners, 9e bericht. — Limosa **25**, p. 011—117.

Balsac, H., et T. H. de Balsac (1954): De l'Oued Sous au fleuve Senegal. — Alauda **22**, p. 145—204.

Bates, G. L. (1930): Handbook of the Birds of West Africa. — London.

Benson, C. W. (1945): Observations from Kenya Colony, Uganda and Tanganyika Territory. — Ibis **87**, p. 90—95.

Bertsch, K. (1951): Geschichte des deutschen Waldes. — Jena.

Blanchet, A. (1951): Oiseaux de Tunisie I. — Mem. Soc. Sci. Nat. Tunis Nr. 1 (Fascicule 1er), w. 1—67.

Blasius, R., und Mitarbeiter (1876—87): Jahresberichte des Ausschusses für Beobachtungsstationen der Vögel Deutschland. — J. Orn. **24—35**.

Boer, H. de (1947): Klapekster (*Lanius exubitor*) slaat Kuifleuwerik (*Galerida cristata*). — Ardea **35**, p. 139.

Borchert, W, (1927): Die Vogelwelt des Harzes. — Abh. Ver. Mus. Magdeburg. **4**, p. 1—340.

Boxberger, L. v. (1941): Vernichtung des Eisvogels durch den Winter 1939/40. — Beitr. Fortpflbiol. Vögel **17**, p. 74—75.

Brehm, C. L. (1848): Über das allmähliche Fortrücken der Vögel. — Okens Isis, p. 421—430.

Briche, L. (1956): Nid de cochevis huppé *Galerida c. cristata* (L.) parasité par le coucou gris *Cuculus c. canorus*. — Alauda **24**, p. 310—311.

Brouwer, G. A. (1943): I Broedvogels 1942. — Ardea **32**, p. 181—228.

— (1946): I Broedvogels 1944 en 1945. — Ardea **34**, p. 317—381.

Corti, U. A. (1955): Über die oberen Grenzen des Brutvorkommens von Tieflandvögeln im Alpengebiet. — Jahrb. Ver. Schutz Alpenpflanzen und Tiere, München **20**, p. 22—28.

Dementiev, G. P., und N. A. Gladkov (1954): Die Vögel der Sowjetunion. — Bd. 5. Moskau (russisch).

Dittmann, E. (1928): Weitere Mitteilungen über den Brachpieper in Sachsen. — Mitt. Ver. sächs. Orn. **2**, p. 27—30.

Evans, A. H. (1903): Turner on birds. — Cambridge.

Festa, E. (1925): Missione zoologica del Dr. E. Festa in Cirenaica. — Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Torino 39, p. 1—28.

Friedmann, H. (1937): Birds collected by the Childs Frick Expedition to Ethiopia and Kenya Colony. — Part. 2. Smith. Inst. Bull. **153**.

Frieling, H. (1942): Großstadtvögel. Stuttgart. Kosmosbändchen.

Fürnrohr, A. E. (1840): Naturhistorische Topographie von Regensburg. — Regensburg Bd. 3.

Garling, M. (1931): Haubenlerche und Wiesenschmätzer als Kuckuckswirte. — Beitr. Fortpflanzungsbiologie Vögel **7**, p. 111—112.

Gebhardt, F. (1958): Die älteste Nachricht über das Vorkommen der Haubenlerche in Mitteleuropa. — Orn. Mitt. **10**, p. 214.

— und W. Sunkel (1954): Die Vögel Hessens. — Frankfurt.

Gengler, J. (1927): Die Vogelwelt des Steigerwaldes. — Verh. Orn. Ges. Bayern **17**, p. 128—171.

— (1925): Die Vogelwelt Mittelfrankens. — Verh. Orn. Ges. Bayern **16**, Sonderheft, p. 1—338.

Gesner, C. (1555): Historia animalium liber III qui est de avium natura. — Basel.

Gil Lletget, A. (1927): Estudios sobre la Alimentatión de las aves. I. Examen del contenido estomacal de 58 aves de Candeleda (Avila). — Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat **27**, p. 81—96.

— (1944): Base para un metodo de estudio cientifico de la alimentaión en las aves y resultado des analysis de 400 estomajos. — Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. **42**, p. 177—197, 459—469, 553—564.

Glutz v. Blotzheim, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. — Aarau.

Hartert, E. (1923): On the birds of Cyrenaica. — Nov. Zool. **30**, p. 1—32.

Hartley, P. H. T. (1946): Notes on the breeding biology of the crested lark. — Brit. Birds **39**, p. 142—144.

Helms, O. (1936): Manuskript fra 1767 (Petersen, J. D.). — Dansk. Orn. Tidskr. **30**, p. 83—149.

Hens, P. A. (1948): Avifauna der nederlandsche Provincie Limburg. — 3de aanvullig. Maastricht.

Heyder, R. (1952): Die Vögel des Landes Sachsen. — Leipzig.

Hohenstaufen, Friedrich II. v. (1250): De arte venandi cum avibus. — Herg. Willemsen. Leipzig 1942.

Hudde, H. (1959): Beobachtungen über Verlustquoten bei Vogelbruten. — Orn. Mitt. **11**, p. 149—152.

Ijzendorn, A. L. J. van (1947): Broedvogels van de Wieringermeerpolder. — Limosa **20**, p. 149.

— (1948): Broedvogels van de Wieringermeer in 1947. — Limosa **21**, p. 41—69.

— (1950): Broedvogels van de Wieringermeerpolder in 1948—1949. — Limosa **23**, p. 338—357.

Kalela, O. (1946): Zur Charakteristik der neuzeitlichen Veränderungen in der Vogelfauna Mittel- und Nordeuropas. — Ornis Fenn. **23**, p. 77—98.

Killermann, S. (1910): Die Vogelkunde des Albertus Magnus. — Regensburg.

Klein, J. T. (1750): Stemmata avium. — Leipzig.

Klengel, A. (1921): Die Haubenlerche. — Orn. Mschr. **46**, p. 161—164.

Kovačević, J., und M. Danon (1952): Mageninhalte der Vögel. — Larus **4—5**, p. 185—217.

Krzymowski, R. (1961): Geschichte der deutschen Landwirtschaft. — Berlin.

Kumerloeve, H. (1950): Zur Kenntnis der Osnabrücker Vogelwelt. — Verh. Nat. Ver. Osnabrück **25**, p. 147—309.

Labitte, A. (1957a): Contribution a l'étude de la biologie d'alouette huppée au pays drouais (Eure et Loire). — Oiseau **27**, p. 143—149.

— (1957b): Enquête sur les consequences des grands froids de février 1956 à l'égard de l'avifauna en France. Note No 2. Observations en Eure et Loire. — Oiseau **27**, p. 179—187.

Lambrecht, K. (1933): Handbuch der Palaeornithologie. — Berlin.

Lamm, Markus zur (1600): Thesaurus Picturarum. — Heidelberg.

Lavauden, L. (1926): Voyage d'un Naturaliste à travers l'Afrique. — Rev. franc. Orn. Ser. II **18a**, p. 311—356.

Leeuwen, C. G. van (1947): Noordoostpolderbewoners. 7e. bericht. — Limosa **20**, p. 164—176.

Lenski, E. (1942): Aus dem Vogelleben Ostpommerns im Sommer 1941. — Deutsche Vogelwelt **67**, p. 64—65.

Löhrl, H. (1953): Bemerkenswerte Beobachtungen über einige Brutvögel Württembergs. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg **108**, p. 132—138.

Lövenskiöld, H. L. (1947): Handbok over Norges Fugler. — Oslo.

Lynes, H. (1912): Bird notes in two Andalusian Sierras. — Ibis p. 454—489.

— (1924): On the birds of North and Central Darfur . . . — Ibis p. 399—446, 648—719.

— (1933): Ornithology of the „Cercle d'Azilal" in central Marocco. — Mem. Soc. Sci. nat. Maroc **36**, p. 1—65.

Marshall, W. (1886): Deutschlands Vogelwelt im Wechsel der Zeiten. — Hamburg.

Mayaud, N. (1931): Observations ornitologiques en Roussillon. — Alauda. Ser. II **3**, p. 511—552.

Meinertzhagen, R. (1951/52): Review of the Alaudidae. — Proc. Zool. Soc. London **121**, p. 81—132.

Milne-Edwards, A. (1867—72): Recherches anatomiques et paleontologiques pour servir a l'histoire des oiseaux fossiles de la France. — Paris.

Mörike, K. D. (1953): Bestandsveränderungen der Vogelwelt im Echaztal seit 50 Jahren. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg **108**, p. 126—131.

Muller, J. H. (1943): Noordoostpolderbewoners, 5e. bericht. — Limosa **16**. p. 121—142.

— (1945): Noordoostpolderbewoners, 6e. bericht. — Limosa **18**, p. 25—49.

Moltoni, E. (1953): Escursione ornitologica in Tripolitania. — Riv. Ital. Ornit. **5**, p. 127—176.

Naumann, J. A. (1789): Der Vogelsteller. — Leipzig.

Niethammer, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde. — Bd. I Leipzig.

— (1954): Winterliche Männchenpaare in der algerischen Sahara. — Vogelwarte **17**, p. 194—196.

Pasteur, G. (1958): Notes sur la biologie de la reproduction du cochevis de Thekla. — Oiseau **28**, N. S., p. 73—76.

Pax, F. (1925): Wirbeltierfauna von Schlesien. — Berlin.

Peitzmeier, J. (1948): Die Avifauna des oberen Emsgebietes. — Orn. Forschungen, Heft 2. Padernborn. p. 14.

Piveteau, J. (1955): Traité de Palaeontologie. — Bd. V Amphibiens, Reptiles, Oiseaux. — Paris.

Rey, E. (1905): Die Eier der Vögel Mitteleuropas. — Gera.

— (1907): Mageninhalte einiger Vögel. — Orn. Mschr. **32**, p. 185—189; 205—218; 235—246; 253—271; 296—300.

Roi, O. le (1906): Die Vogelfauna der Rheinprovinz. — Verh. Nat. Ver. Bonn **63**, p. 1—325.

Salomonsen, F. (1930): Bijdrag til kundskaben am Sonderjyllands Fugle. — Dansk. Vrn. Tidskr. **24**, p. 9—101.

Schaank, J. R H. (1935/36): De Broedvogels van den Wieringermeerpolder in 1935. — Org. Club ned. Vogelk. **8**, p. 43—50.

— (1937): De Broedvogels van den Wieringermeerpolder in 1936. — Limosa **10**, p. 22—32.

Schlegel, H. (1878): De Vogels van Nederland. — Amsterdam.

Schnurre, O. (1921): Die Vögel der Kulturlandschaft. — Marburg.

Schranck (1798): Fauna Boica. — Nürnberg.

Schumann, H. (1956): Die Folgen von Kriegsverwüstungen und Wiederaufbau für den Vogelbestand der Stadt Hannover, in Steiniger: Natur und Jagd in Niedersachsen. — Hildesheim.

Schuster, L. (1944): In welchen Zeiträumen holt die Haubenlerche Bestandsverluste, die sie in harten Wintern erlitten hat, wieder auf? — Beitr. Fortpflanzungsbiologie Vögel **20**, p. 60—61.

Siemssen, M. C. A. (1794): Handbuch zur systematischen Kenntnis der Mecklenburgischen Land- und Wasservögel. — Rostock und Leipzig.

Söding, K. (1953): Vogelwelt der Heimat. — Recklinghausen.

Stegmann, B. (1958): Die Herkunft der eurasiatischen Steppenvögel. — Bonner Zool. Beitr. **9**, p. 208—230.

Stresemann, E. (1926): Zur Geschichte der fränkischen Ornithologie: Joh. Christoph Heppes Vogelfang (1798—1805). — Verh. Orn. Ges. Bayern **17**, p. 105—107.

Suffrian, E. (1846): Wirbeltiere des Reg.Bez. Arnsberg. — Jahrb. Ver. Nat. Herzogtum Nassau **3**, p. 125—169.

Sunkel, W. (1926): Geschichtlicher Verlauf der Ausbreitung der Haubenlerche in Hessen. — Die Erde **4**, p. 311—315.

Suolahti, H. (1909): Deutsche Vogelnamen. — Straßburg.

Tantow, F. (1936): Das Vogelleben der Niederelbe. — Hamburg.

Tischler, F. (1941): Die Vögel Ostpreußens. — Berlin Bd. 1.

Uttendörfer, O. (1939): Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen. — Berlin.

Valverde, J. A. (1957): Avel des Sahara Español. — Instituto de Estudios africanos. Madrid.

— (1958): An ecological sketch of the Coto Doñana. — Brit. Birds **51**, p. 1—23.

Villiers, A. (1950): Contribution à l'étude de l'Air (Oiseaux). — Mem. IFAN No. **10**, p. 345—385.

Walter, H. (1958): Klimadiagramm-Karte von Afrika. — Deutsche Afrika-Gesellschaft, Nr. 4. Bonn.

Walters, J. (1949): De Avifauna van de Sloterdijkermeerpolder en. — Limosa **22**, p. 281—294, 352—369.

— (1952): De Avifauna van de uitbreidingsplannen in Amsterdam. — Limosa **25**, p. 61.

— (1953): De Avifauna van de uitbreidingsplannen in Amsterdam. — Limosa **26**, p. 32.

Westhoff, F. (1889): Zur Avifauna des Münsterlandes. — J. Orn. **37**, p. 218 bis 225.

Willugby, F. (1676): Ornithologiae libri tres. — London.

Wolff, G. (1941): Der Winter 1940 und seine Folgen. — Natur und Heimat **8**, p. 13—14.

— (1943): Aus der lippischen Vogelwelt. — Deutsche Vogelwelt **68**, p. 25—27.

Wüst, W. (1931): Über säkuläre Veränderungen in der Avifauna der Münchener Umgebung und die Ursachen dieser Erscheinung. — Verh. Orn. Ges. Bayern **19**, p. 225—331.

— (1949): Die Vogelwelt des Augsburger Westens. — Abh. natv. Ver. Schwaben Heft 4, p. 1—107.

Zedlitz, O. v. (1911): Meine ornithologische Ausbeute in Nordwestafrika. — J. Orn. 59, p. 1—88.

Zorn, J. H. (1743): Petino-Theologie. — Pappenheim.

IV. Die Biologie der *Galerida*-Arten

a) Die Fortpflanzung

Auf eine ausführliche Darstellung kann hier verzichtet werden. Labitte (1957) und Pasteur (1958) haben sich in letzter Zeit mit dem Thema eingehend beschäftigt.

1. Die Anpaarung

Bei warmem Septemberwetter konnte ich noch am 20. 9. Bodenbalz beobachten. Dies spricht für eine Anpaarung im Herbst, wenn auch im Winter ein Zusammenhalt der Paare durch die Nahrungssuche in kleinen Trupps verdeckt sein kann. Niethammer (1937) vermutet eine Dauerehe.

In der algerischen Sahara erlegte Niethammer (1954) ein Männchenpaar *G. cristata* sowie ein weiteres Männchenpaar, das sich aus je einem Vertreter von *G. cristata* und *G. theklae* zusammensetzte.

2. Das Territorialverhalten

Die Männchen beider Arten führen einen Singflug aus, der in weiten Kreisen über die Reviergrenzen führt. Dabei singt der Vogel kurze Strophen im Flatterfluge, unterbricht den Gesang und fliegt in wellenförmigem Flug weiter, um an einem neuen Platz eine weitere Gesangsstrophe vorzutragen. Der Gesang wird im Abschnitt über Lautäußerungen (S. 119) behandelt. Im Frühjahr wird der Beginn der Singflüge vom Wetter beeinflußt. Bei sonnigem Wetter stellte ich in Bonn den ersten Singflug am 11. Februar fest (siehe auch Kleinschmidt 1912).

In Spanien (Linares de Riofrio, Salamanca) beobachtete ich noch Ende März und Anfang April drei Theklalerchen auf gemeinsamer Nahrungssuche. Sie hatten ihre Territorien noch nicht abgegrenzt.

Bei beiden Arten dauern die Singflüge im Mittel 3 Minuten. Der längste von mir beobachtete Singflug der Haubenlerche dauerte 25 Minuten, der längste der Theklalerche 7 Minuten. Bei schönem Wetter macht die Haubenlerche auch im Herbst Singflüge. Solche werden auch noch ausgeführt, wenn schon Junge im Nest liegen. Bei der geringen Siedlungsdichte und der Größe der Reviere (4 ha) der beiden Arten sind Kämpfe mit Reviernachbarn selten. Einmal beobachtete ich ein Theklalerchenmännchen, das von der Reviermitte gezielt an die Reviergrenze flog, um dort einen Rivalen zu vertreiben. Das Revier kann die Reviere anderer Lerchen überlagern: das einer Theklalerche überschnitt sich mit den Revieren von Kurzzehenlerchen und einer Feldlerche.

3. Die Bodenbalz

Die Bodenbalz ist eine Werbehandlung des Männchens. Sie ist bereits von Schacht (1885), später von Gengler (1904), Pracht (1918), Hartley (1946) und Stresemann (1957) beschrieben worden. Die Abbildung (Abb. 46) zeigt die Haltung des Männchens, das im Verlaufe der Balz dem Weibchen seine Rückfront mit dem gesträubten Analgefieder zukehrt. Gleichzeitig äußert das Männchen einen leisen Gesang, der entfernt wie das Zwitschern der Rauchschwalbe klingt.

Die Bodenbalz der Theklalerche unterscheidet sich von der der Haubenlerche dadurch, daß das Männchen vor dem Weibchen „knickst", wie es Stresemann (1956) von der Feldlerche beschrieben hat.

4. Der Verfolgungsflug

Weitere Werbehandlungen bilden die Verfolgungsflüge. Niedrig über den Boden streichend jagt das Männchen mit lautem Zwitschern hinter dem Weibchen her. Auch die Theklalerche macht solche Verfolgungsflüge.

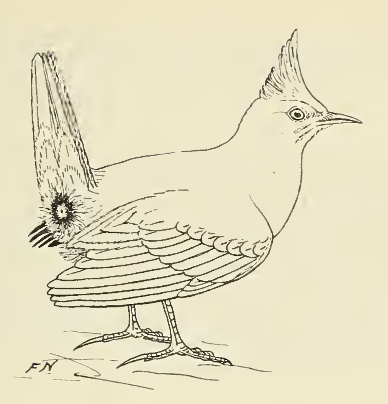


Abb. 46. ♂ der Haubenlerche (*G. cristata*) bei der Bodenbalz.

5. Die Begattung

Die Begattung konnte ich bisher bei den Zwillingsarten noch nicht beobachten. Gengler (1904) beschreibt sie für *Galerida cristata* so: „Nach einem Verfolgungsflug wirft sich das Weibchen zur Erde, legt sich platt hin mit ausgebreiteten Flügeln, halb geweitetem Schwanz und in die Höhe gestrecktem Schnabel. Das Männchen stellt sich daneben, und zwar quer zur Leibesachse des Weibchens, pickt dieses mehrmals in den Nacken und vollzieht dann unter leisem Piepen sehr rasch die Begattung. Die ganze Handlung wird dann noch einmal wiederholt."

Barrett, Conder und Thompson (1948) beschreiben ein Verhalten, das ich als Scheinnisten des Weibchens bezeichnen möchte. Die drei Autoren beschreiben außerdem noch eine Art Nestzeigen des Männchens.

6. Der Nistplatz

Beide Arten wählen den Nestplatz so, daß das Nest durch eine Erdscholle, einen Stein oder eine Pflanze vor Regen, Sonne und Einsicht ein wenig geschützt ist.

In Palästina ist der Zugang zum Nest nach Nordosten gerichtet, so daß die Mittagssonne nicht auf das Haubenlerchennest scheinen kann (Chapell 1946).

In der Literatur werden auch ungewöhnliche Nestplätze der Haubenlerche auf Strohdächern und flachen Kiesdächern großer Gebäude (siehe Niethammer 1937) erwähnt. Nester zwischen befahrenen Eisenbahngleisen kommen regelmäßig vor. Ein Nest im ungemähten Rasen eines Hausgartens beschreibt Bruns (1963).

7. Der Nestbau

Das Weibchen baut das Nest. Zunächst wird eine vorgefundene Mulde vertieft. Zum Bau des Nestes selbst werden trockene Halme, Stengel und Wurzeln, daneben auch Papier, Stoffreste und Fäden verwandt. Beim Herbeitragen der Niststoffe, das etwa 20mal in der Stunde erfolgt, füllt sich das Weibchen den Schnabel randvoll mit Material. Dieses stammt gewöhnlich aus der näheren Umgebung des Nestes, wird aber auch aus einer Entfernung von 50 Metern herangeholt.

Gewöhnlich dauert der Nestbau 3—4, manchmal nur 1—2 Tage (Labitte 1957.)

Das Nest ist ein in die Erde eingelassener Napf mit einer starken Randwulst, der zuerst gebaut wird. Die Nestwand ist recht dünn. Der Boden des Nestes wird zuletzt gebaut. Bei der Haubenlerche schwankt der innere Durchmesser des Nestes zwischen 7 und 9 cm. Am Nestrand kann sich eine Menge Nistmaterial anhäufen, so daß der äußere Durchmesser das Doppelte des inneren betragen kann. Dadurch verwischt sich die Grenze zwischen Nest und Umgebung. Die Nestmulde ist 3—5 cm tief. Das Nest der Theklalerche ist ähnlich, aber kleiner (Abbildung bei Niethammer 1955). Entsprechend dem verarbeiteten Nistmaterial haben die Nester ein ganz verschiedenes Aussehen. Löhrl (1944) hat beobachtet, daß auch nach der Eiablage Nistmaterial eingebaut wird.

In Süditalien fand Clancey (1945) Haubenlerchennester mit einem Dach, das aus den untersten Zweigen eines Busches bestand, in die das Weibchen noch Material eingeflochten hatte.

8. Das Gelege

Das Gelege der Haubenlerche besteht aus 2—6 Eiern. Nur Lynes (1912) fand ein Haubenlerchennest mit 8 Eiern, die vermutlich von 2 Weibchen stammten. Die Eier werden im Abstand von einem Tag jeweils morgens vor 7.30 h gelegt. In Deutschland war das früheste Gelege am 30. März 1914 vollständig, und das späteste wurde noch am 29. Juli 1929 gefunden. Niethammer (1937) nennt für Deutschland zwei Bruten, Labitte (1957) gibt aber für Frankreich 3 Bruten an.

Die Theklalerche macht in Spanien wahrscheinlich auch zwei Bruten. Die Gelegeverluste sind sehr hoch; kaum ein Paar kommt ungestört durch die Brutzeit. Die Gelegegröße schwankt zwischen 3 und 7 Eiern. *G. theklae* beginnt später als die Haubenlerche mit der Brut.

9. Beschreibung der Eier (nach M. Schönwetter briefl.)

Haubenlerche

„Denen der Feldlerche sehr ähnlich, größere und gröbere Fleckung mit deutlich sichtbarer weißlicher Grundfärbung. Gelbbraune Tönung wiegt vor. Es ist eine Ähnlichkeit mit den Eiern der Kalanderlerche vorhanden."

Theklalerche

„Im Einzelfall von *cristata* oft nicht zu unterscheiden. Doch ist das Ei der Theklalerche meist heller und zarter gefleckt und trägt oft graue Tönung. Es besteht eine Ähnlichkeit mit den Eiern der Heidelerche." Dazu die Maße:[1])

	A	B	g	d	G	Rg	k
cristata: (570 Eier)	23,0 mm	16,3 mm	0,195 g	0,087 mm	3,28 g	5,95 %	1,41
theklae: (98 Eier)	22,4 mm	16,3 mm	0,194 g	0,087 mm	3,25 g	5,95 %	1,33

10. Das Brutgeschäft

Das Weibchen brütet allein. Erst nach der Ablage des letzten Eies, vielleicht sogar erst am darauffolgenden Tag, beginnt das Weibchen zu brüten (Hartley 1946, Haun 1930).

Das Weibchen unterbricht das Brutgeschäft häufig, da es nicht gefüttert wird. Am frühen Morgen sind die Brutpausen, die zumeist weniger als 10 Minuten dauern, länger als in den Mittagsstunden. Morgens sitzt das Weibchen eine Stunde lang ununterbrochen auf den Eiern.

Die Brutdauer bei der Haubenlerche wird von Niethammer (1937), Naumann (1903) und Liebe (1893) mit 13 Tagen angegeben. Nur 11—12 Tage stellt Hartley (1946) in Palästina fest. Eine eigene Beobachtung in Deutschland ergab 12 Tage. Über die Brutdauer der Theklalerche ist nichts bekannt.

11. Die Aufzucht der Jungen

Die Jungen schlüpfen zu verschiedenen Tageszeiten. Es können 24 h vergehen, bis alle Jungen einer Brut geschlüpft sind. Das Weibchen frißt die Eischalen oder trägt sie aus dem Nest und läßt sie fallen (Hartley 1946).

---

[1]) Erklärung der Größen:
A u B. = Längen der beiden Eiachsen
g = Schalengewicht
d = Schalendicke
G = Frischvollgewicht
Rg = relatives Schalengewicht in % von G
k = das Verhältnis der beiden Eiachsen A : B.

Die Nestlinge der Zwillingsarten tragen lange gelblichweiße Dunen. Im gelben Sperrachen trägt die gelbe Zunge schwarze Punkte, zu denen sich noch ein schwarzer Fleck an der Mandibelspitze gesellt. Die Anordnung der schwarzen Zeichnungen bei den beiden Arten zeigt die Abbildung 47.

Hartley (1946) sagt, daß beide Eltern die Jungen im Nest füttern. Dagegen geben Liebe (1893) und v. Oertzen (1937) an, daß das Männchen erst füttert, nachdem die Jungen das Nest verlassen haben. In Spanien beobachtete ich, wie eine Theklalerche — offensichtlich das Männchen — mit Futter im Schnabel, aber singend in die Nestnähe flog und dann zum Nest lief. Die Alten füttern immer nur ein Junges. In den ersten drei Tagen verschluckt das Weibchen den Kot der Jungen, den es später fortträgt. Die Jungen erhalten Raupen, Larven und junge Heuschrecken. Nach Hartley füttern die Alten in der frühen Nestlingszeit jedes Junge einmal in der Stunde, in der zweiten Hälfte der Nestlingszeit erhalten die Jungen zweimal in der Stunde Futter. Die Nestlingsdauer beträgt im Mittel

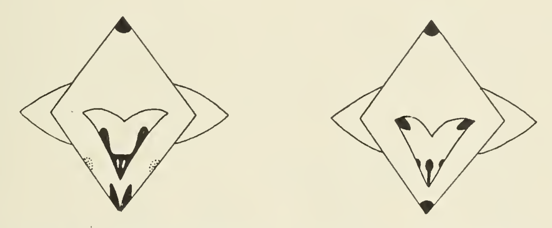


Abb. 47. Sperrachenzeichnung der *Galerida*-Arten.
links: *G. c. cristata* (punktiert: nach Heinroth), rechts: *G. t. theklae*.

9 Tage. Auch bei der Theklalerche dauert der Nestaufenthalt 9 Tage. Nach dem Verlassen des Nestes hüpfen die jungen Haubenlerchen zunächst. Erst nach einiger Zeit nehmen sie die Fortbewegungsweise der Alten an, die ja laufen und nur sehr selten hüpfen. Manche Autoren sehen darin ein Beispiel des „ontogenetischen Grundgesetzes" und schließen, daß die Lerchenvorfahren hüpfende Baumvögel gewesen sein müssen (siehe Heinroth 1926, der auch das Hüpfen der jungen Feldlerchen beobachtete, aber für die Heidelerche nichts erwähnt). Löhrl (1944) betont dagegen, daß junge Haubenlerchen schon wenige Stunden nach dem Verlassen des Nestes gewandt laufen. Meine aufgezogenen Haubenlerchen, die wohl etwas vorzeitig das Nest verlassen hatten, machten in den ersten Tagen große Sprünge. Wilde Theklalerchen, die ich im Alter von 8 bis 9 Tagen wiegen wollte, liefen und hüpften abwechselnd, um sich in Sicherheit zu bringen. Wahrscheinlich hüpfen die Jungen vor allem bei großer Erregung, und diese Bewegungsweise bringt sie schneller in Sicherheit, als wenn sie laufend mit den vielen Hindernissen zu kämpfen hätten.

Etwa sechs Tage nach Verlassen des Nestes werden die Jungvögel flügge. Die Eltern füttern sie noch lange, wenn auch nicht regelmäßig, bis sie zu mausern beginnen. Wenn die Mutter die neue Brut begonnen hat, füttert der Vater sie allein.

Je drei nestjung aufgezogene Haubenlerchen und Theklalerchen wurden vom 5. Lebenstag an regelmäßig gewogen. Beim Verlassen des Nestes hatten die Haubenlerchen 33 g = 72 % des Endgewichtes (d. h. des Durchschnittsgewichtes adulter Vögel) und die Theklalerchen im Mittel 25,7 g = 73 % des Endgewichtes erreicht. Im Alter von 3 Wochen ist das Endgewicht erreicht. Zwei wilde Theklalerchen wogen am letzten Nestlingstag 22,5 und 23,5 g. Die Wachstumsrate ist bei beiden Arten demnach gleich, dagegen ist die absolute Gewichtszunahme bei Haubenlerchen größer.

Junge Theklalerchen fallen beim Anfassen in Starre. Am Nest mit Jungen stellt sich die alte Theklalerche flügellahm (Dorst und Pasteur 1954a).

b) Die Brut- und Mauserzeiten der Haubenlerche

Für die Haubenlerche wurden nach Literaturangaben die Brut- und Mauserzeiten in folgender Tabelle zusammengestellt:

Monate: / Region:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Deutschland			+	+	+	+	+	. . .	. . .	. . .		
Frankreich			+	+	+	+	+	. . .	. . .	. . .		
Spanien				+	+			. . .	. . .	. . .		
Atlasländer	—	—	— +	+	+	+		. . .	— . . .	— . . .	—	—
Rio de Oro	+	+	+	. . .	. . .	. . .						
Nilländer		+	+									
Senegal	+	+	+			—	—	—	—	—		
Niger	+	+	+ —	—	—	— . . .	— . . .	—	—	—		
Tschad	+	+		. . .	. . . —	. . . —	. . . —	. . . —	—	+	+	+
Ennedi-Darfur	+	+	. . .	. . .	—	—	—	—	· +	+	+	+
Sudan, Nil	+	+	+ . . . —	. . . —	—						+	+
Somalia	+	+	+ ? —	+ —	+ —	—				—	—	—
Kenia	+	+		+	+ . . .	. . .						

+ + + = Periode, in der Gelege oder unselbständige Junge gefunden wurden.
. . . . . . = Zeit, zu der mausernde Altvögel gesammelt wurden.
——— = Regenzeit nach der Klimadiagrammkarte von Walter (1958).

Die Brutzeit der Theklalerche fällt in Spanien und in den Atlasländern sowie in Rio de Oro in das Frühjahr (Februar—Juni) (Heim de Balsac und Mayaud 1962, Valverde 1957). In Äthiopien brütet sie im Februar/März; einen Nestling hat man im November gefunden (Mackworth-Praed and Grant 1955). In Somalia haben Archer und Godman (1961) Gelege vom 11. 5.—16. 6. festgestellt. In Nord-Kenia wurde ein Jungvogel der Theklalerche am 17. 2. gesammelt (New York Nr. 707 708). Mackworth-Praed and Grant geben für Kenia April als Brutzeit an.

c) Die Mauser der *Galerida*-Arten

Im ersten Lebensjahr machen die *Galerida*-Arten eine Jugendvollmauser und in den folgenden Jahren eine Vollmauser im Anschluß an die Brutzeit durch. Es ist eine Mauser vom normalen Singvogeltypus. Nach Heinroth (1926) soll die Jugendvollmauser im Alter von 6 Wochen einsetzen. Meine aufgezogenen Haubenlerchen mauserten aber bereits im Alter von 4—5 Wochen; meine Theklalerchen dagegen erst im Alter von 11 Wochen. Alle hatten die Mauser im Oktober vollendet.

d) Übernachtungsweise und Erwachen der Haubenlerche

Haubenlerche und Theklalerche übernachten in meinen Volieren in flachen Mulden, die sie in den lockeren Sand gescharrt hatten. An frei-

lebenden Haubenlerchen beobachtete ich zweimal, daß sie nach Schneefall zum Übernachten eine schneefreie Stelle aufsuchten, die lockeren Boden im Schutz einer Hauswand aufwies. Die Mulden waren sehr flach, zeigten aber durch eine größere Anzahl von Kotballen an, daß dieser Platz öfter benutzt wurde.

In den Jahren 1960/61 habe ich die Übernachtungsweise an drei Haubenlerchen, die ich in einer großen Freivoliere hielt, studiert. An jedem Morgen wurden die Kotballen, die eine Benutzung der Schlafmulde anzeigten, gezählt und auf ihre Richtung kontrolliert. Wenn es abends zu der Zeit, wenn die Vögel zur Ruhe gingen, regnete, suchten sie geschützte Stellen auf, die ich nicht kontrollieren konnte. Das gleiche war bei Schneefall zu beobachten. Meine Karte verzeichnet 33 verschiedene Schlafmulden, die im Laufe des Jahres von den drei Vögeln benutzt wurden. Durch die Lage der Kotballen am hinteren Rand der Schlafmulde läßt sich eine bevorzugte Richtung feststellen: Gewöhnlich schlafen die Lerchen so, daß ihr Kopf in Richtung zum stärksten Lichteinfall gerichtet ist. Diese Richtung (SSW) mag aber auch dadurch bedingt sein, daß in dieser Richtung die Front der Voliere zum Museumsgarten liegt, in dem sich bisweilen Katzen und andere Räuber aufhalten. Weiterhin werden solche Schlafmulden bevorzugt, die nach oben durch einen überhängenden Stein ein wenig geschützt sind. Die Schlafmulden liegen selten auf dem ungeschützten Boden der Voliere, sondern so, daß ein Stein oder eine Mauer die Rückfront bildet und Schutz vor etwaigen Überfällen von hinten gewähren kann.

Im Oktober 1961 habe ich die Kotballen in gelbliche, kleine und schleimige unterschieden. Ich vermute, daß jeder Vogel nur einen dieser drei Kotballentypen ausgeschieden hat, so daß die Benutzer der Schlafmulden an den Kotballentypen individuell zu erkennen sind. Wenn dies zutrifft, dann hat in dieser Zeit (2.—24. 10.) jeder Vogel zwei bis drei Schlafmulden benutzt. Höchstens sechs Nächte hintereinander schlief ein Vogel in der gleichen Mulde.

1962 hat das verbliebene Haubenlerchenpaar im Herbst Schlafmulden, die einen Abstand von 4,5 m voneinander hatten, benutzt. Normalerweise werden Schlafmulden nicht zur Anlage eines Nestes verwandt, weil für den Neststandort der Schutz einer etwas höheren Pflanze gesucht wird. In meiner Voliere fand ich jedoch eine Nestanlage in einer Schlafmulde, die für das Nest noch vertieft worden war.

Gengler (1904) fand im Winter Schlafgesellschaften der Haubenlerche. Bei der Kontrolle der Schlafmulden habe ich die Kotballen in jeder Schlafmulde gezählt. Die mittlere Zahl der Kotballen betrug im Juni/Juli 1961 6, im Januar/Februar 1961 aber 11 Kotballen pro Schlafmulde. Aus diesem Unterschied schließe ich, daß die Abgabe der Kotballen sich gleichmäßig über die Nacht verteilt und vom Stoffwechsel abhängig ist, der im Winter ansteigt.

Bei meinen Steinsperlingen *(Petronia)* fand ich im Käfig zwei verschieden große Kotballen. Viele kleine, die tagsüber abgegeben wurden und einige große, die wohl das zehnfache Volumen der kleinen besaßen und die nach der Nachtruhe abgegeben wurden. Diese Vögel, die im Freien in Höhlen übernachten, können wohl die Kotabgabe während der Nachtruhe einstellen. Allerdings habe ich in den benutzten Höhlen auch häufig Kot gefunden. Der morgendliche Aktivitätsbeginn der Haubenlerche wurde an den ersten Rufen festgestellt, und es wurden dabei folgende Werte ermittelt: August 18 min., September 34 min., Dezember 43 min. vor Sonnenaufgang (Bonn).

e) Die Wanderungen der *Galerida*-Arten

Haubenlerchen sind in Asien Zugvögel. Aus Zentralasien erscheinen sie Mitte Oktober in Indien (Sind) und kehren im März in ihre Heimat zurück (Baker 1926). In der Sowjetunion ziehen Haubenlerchen aus den Gebieten ab, die im Winter vier Monate lang unter Schnee liegen (Dementiev und Gladkov 1954). Vaurie (1951) gibt eine Übersicht über die Wanderungen der Haubenlerche in Asien. Demnach sind die ostasiatischen Populationen Standvögel. Europäische Haubenlerchen gelten als Standvögel. Wahrscheinlich sind es adulte zu einem sehr hohen Prozentsatz. Die wenigen bekannten Ringfunde wandernder Haubenlerchen beziehen sich auf Jungvögel im ersten Herbst (Verheyen 1951): Fünf ausländische (Niederlande, Junge 1937), Belgien (Dupont 1940), Südschweden (Lönnberg 1931), Polen (Rydzewski 1949) und vierundzwanzig deutsche Ringfunde der Haubenlerche ergeben folgendes Bild von den Wanderungen dieser Art:

A: Mai—September des 1. Lebensjahres
13 Nahfunde und 1 Fernfund: 11 km NNW (Bonn)

B: Oktober—April des 1. Lebensjahres
5 Nahfunde und 4 Fernfunde (34 km NE; 12 km SW; 150 km SSW, 750 km SW)

C: spätere Lebensjahre
5 Nahfunde und 1 Fernfund (18 km NW)

Die Wanderungen konzentrieren sich auf den Herbst des ersten Lebensjahres und zeigen eine bevorzugte Richtung nach SW. Der Fernfund 34 km NE stammt aus dem April, dürfte also eine Frühjahrswanderung anzeigen; auch der Fernfund (ad) 18 km NW (Mauserzeit), der vom 15. 9. stammt, dürfte für eine Herbstwanderung zu früh liegen.

---

[1]) Die beiden Fernfunde über größere Entfernungen seien hier genannt:

1. C 5063 0 pull 5. 7. 30. St. Sandby, Motala (Stockholm, Schweden) (38.33N 15.00E) (Tord von Essen) + erb 1. 1. 31. Marcellus (Lotget, Garonne, Frankreich) (44.30N 0.09E) 1 500 km SSW (Lönnberg 1931).

2. B 5905 0 nestjung 4. 6. 50. Nylen (Antwerpen Belgien) (51.10N 4.42E) (J. Colen) + erb. 16. 10. 50 Mosnac sur Seugne, Jonzac, Charente Inferieure Frankreich (45.30N 0,42W) 750 km SW (Le Chasseur francais) (Verheyen 1951; Labitte 1957)

Nur etwa die Hälfte der einjährigen Vögel scheint zu wandern. Bei den Altvögeln ist der Prozentsatz der Wanderer wahrscheinlich noch wesentlich niedriger, so daß man auch weiterhin die Haubenlerche als Standvogel betrachten kann (Abs. 1963).

Aus der Literatur kennen wir Zugbeobachtungen einzelner Haubenlerchen oder kleiner Trupps von der Ostseeküste (Rossiten 30. 9. und 24. 10. 42; Schütz 1958), von Helgoland, Mellum (21. 10. 19 und 11. 1. 21; Weigold 1924) (28. 9. 28; Goethe 1939), Texel (4. 9. 33; 25. 3. 34; 3. 11. 35; 20. 10. 36; 20. 9. 38) (van Dobben 1935/36/37/39). Rozenburg (27. 10. 16; van Houten 1918). An der Küste von Friesland (Niederlande): Oktober 32 (van Dobben und Makkink 1933) Noordwijk aan Zee (Niederlande): 24. 9. und 12. 10. 18 (Brouwer und Verwey 1919), Zandvoort: 28. 2. 42 Trupp nach Norden ziehend (Niesen und Resoort 1942). Größere Trupps bis 100 Exemplare nennen nur van Oordt und Verwey (1925) für die Niederlande. Für Belgien machen Cerfontaine (1952) Zugangaben für Oktober 1951 (Ensival) und Desiron (1952) für den Herbst 1951.

Van Beneden (1961) bestreitet einen wirklichen Zug und spricht von einer Verschiebung der Population aus dem belgischen Limburg zum Tal der Maas. Herroelen (1952) erwähnt zwei Haubenlerchenfänge aus dem Oktober 46 in der Umgebung von Loewen.

Die im englischen Handbuch (Witherby et al. 1949) erwähnten 9 Haubenlerchenbeobachtungen, zu denen noch eine von 1947 (Curtis 1948) und ein Erstnachweis für Schottland (Fair Isle, 1952, Williamson 1953) gehören, stellen offensichtlich Beobachtungen wandernder Haubenlerchen dar.

Aus dem deutschen Binnenland kennt man nur wenige Zugbeobachtungen. Ries (1908) hat solche für Bamberg veröffentlicht, die aber einige Zweifel aufkommen lassen.

Die Winterquartiere wandernder Haubenlerchen sind ebenfalls ungenügend bekannt. Überwinterung auf Harderwijk 1940 gibt van Dobben (1941) an. Einzelne Haubenlerchen erscheinen im Winter im Alpenvorland. Auf Sardinien, wo die Haubenlerche nicht brütet, sah Steinbacher (1956) im Herbst eine größere Anzahl. Drei Bälge auf Sardinien Ende Dezember erlegter Haubenlerchen befinden sich im American Museum, New York. Stenhouse (1921) bemerkte auf Gibraltar drei Haubenlerchen, die im Oktober erschienen und im März wieder verschwanden.

Über Wanderungen der Theklalerche ist nichts bekannt. Nur Stenhouse (1921) vermerkt, daß Theklalerchen aus der Sierra Carbonera (Spanien) im Winter in die Täler hinabwandern.

Schrifttum

Abs, M. (1963): Ringfunde der Haubenlerche. — Auspicium. Im Druck.

Archer, G. F., and E. M. Godman (1961): The birds of British Somaliland and the gulf of Aden. — Vol. III. London.

Baker, E. C. St. (1926): The Fauna of British India. Birds. — Vol. III. London 2. Aufl.

Barrett, J. H., P. J. Conder and A. J. B. Thompson (1948): Some Notes on the Crested Lark. — Brit. Birds **41**, p. 162—166.

Beneden, A. van (1951): *Galerida cristata et Lullula arborea.* — Gerfaut **41**, p. 297—298.

Brouwer, G. A., und J. Verwey (1919): Waarnemingen van het „Trekstation Nordwijk aan Zee". — Ardea **8**, p. 1—92.

Bruns, H. (1963): Haubenlerche brütet im Hausgarten. Im Druck.

Cerfontaine, G. (1951): *Galerida Christata.* — Gerfaut **41**. p, **163**.

Chapell, B. M. A. (1946): Siting of Crested Larks' Nests. — Brit Birdsd **39**, p. 278.

Clancey, P. A. (1945): Observations on crested larks nests in southern Italy. — Brit. Birds **38**, p. 134.

Curtis, M. (1948): Crested Larks in County of London. — Brit. Birds **41**, p. 345.

Dementiev, G. P., und N. A. Gladkov (1954): Die Vögel der Sowjetunion. — Bd. 5. Moskau (russisch).

Désiron, L. (1952): *Galerida cristata.* — Gerfaut **42**, p. 250.

Dobben, W. H. van (1935): Trekvogels 1933 en 1934. — Ardea **24**, p. 58—67.

— (1936): Trekvogels 1935. — Ardea **25**, p. 91—100.

— (1937): Trekvogels 1938. — Ardea **28**, p. 100—110.

— 1941): Trekvogels 1940. — Ardea **30**, p. 236—256.

—, und G. F. Makkink (1933): De najaarstrek 1932 der Zandvogels over het Waddengebied. — Ardea **22**, p. 144—158.

Dorst, J., et G. Pasteur (1954a): Les cochevis du Maroc. — Bull. Soc. Sci. mat. phys. Maroc **34**, p. 255—261.

—, — (1954b): Notes ornitholoques prises au cours d'un voyage dans le Sud marocain. — Oiseau **24**, p. 248—266.

Dupond, Ch. (1940): Oeuvre bu baguage des oiseaux en Belgique. — Gerfaut **30**, p. 145—165.

Gengler, J. (1903): Ein Beitrag zur Naturgeschichte der Haubenlerche, *Galerida cristata.* — Verh. On. Ges. Bayern, 4. NF. I., p. 96—101.

Goethe, F. (1939): Die Vogelinsel Mellum. — Berlin. Abhandl. aus dem Gebiet der Vogelkunde Nr. 4.

Hartley, P. H. T. (1946): Notes on the breeding biology of the crested Lark. — Brit, Birds **39**, p. 142—144.

Haun, M. (1930): Beobachtungen über das Brutleben von Hauben- und Heidelerche. — Beitr. Fortpfl. biol. Vögel **6**, p. 79—81.

Heim de Balsac, H., et N. Mayaud (1962): Les Oiseaux du Nord-Ouest de L'Afrique. — Paris.

Heinroth, O., und M. M. Heinroth (1926): Die Vögel Mitteleuropas. — Bd. 1, Berlin.

Herroelen, P. (1952): Bijdrage tot de studie van de Vogels van de Dijlevallei en von enkele plaatsen rond Leuven. — Gerfaut **42**, p. 222—246, 288—296.

Houten, P. W. van (1918): Ornithologische waarnemingen op het eiland Rozenburg. — Ardea **7**, p. 115—120.

Junge G. C. A. (1937): Resultaten van het ringondersoek . . . XXIV. — Limosa **10**, p. 98—108, 151—162.

Kleinschmidt, O. (1912): Stichproben über den Vogelbestand des Kulturlandes. — Falco **8**, p. 2—23.

Labitte, T. (1957): Contribution à l'étude de la biologie de l'alouette huppée en pays drouais (Eure et Loire). — Oiseau **27**, p. 143—149.

Liebe, K. L. T. (1893): K. Th. Liebes Ornithologische Schriften. — Herausgegeben von C. R. Hennicke, Leipzig.

Löhrl, H. (1944): Zur Brutbiologie der Haubenlerche. — Beitr. Fortpfl.biol. Vögel **20**, p. 97.

Lönnberg, E. (1931): Återfunna ringmarkta fåglar. — Fauna och Flora **28**, p. 33—40.

Lynes, H. (1912): Bird notes in two Andalusian Sierras. — Ibis p. 454—485.

Mackworth-Praed, C. W., and C. H. B. Grant (1955): Birds of eastern and north eastern Africa. — vol. 2, London.

Naumann, J. F. (1903): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. — Bd. III, herausgegeben von C. Hennicke, Gera.

Niesen, F., und W. J. Resoort (1942): De strenge winter van 1942 in Kemmerland. — Limosa **15**, p. 71—93.

Niethammer, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde. — Bd. I, Leipzig.

— (1954): Winterliche Männchenpaare in der algerischen Sahara. — Vogelwarte **17**, p. 194—196.

— (1955): Zur Kennzeichnung von *Galerida cristata* und *G. theklae*. — J. Orn. **96**, p. 411—417.

Oertzen, J. v. (1937): Mischlingszüchtung Feldlerche × Haubenlerche. — Gef. Welt **66**, p 86—88.

Oordt, G. J., oan, und J. Verwey (1925): Voorkommen en trek der in Nederland in het wild waargenommen Vogelsoorten. — Leiden.

Pasteur, G. (1958): Notes sur la biologie de la reproduction du cochevis de thekla. — Oiseau **28**, p. 73—76.

Pracht (1918): Über Haubenlerchenbrut. — Gef. Welt **47**, p. 31.

Ries, A. (1908): Zugbeobachtungen ... — Verh. Orn. Ges. Bayern **8**, p. 67.

Rydzewski, W. (1949): Compte rendu de l'activité de la station pour l'étude des migrations des oiseaux pour l'année 1938. — Acta orn. mus. zool. polon. **4**, p. 1—221.

Schacht, H. (1885): Aus dem Vogelleben der Heimat. — Detmold.

Schüz, E. (1958): Zur Vogelwelt Ostpreußens. — Vogelwarte **19**, p. 204.

Steinbacher, J. (1956): Herbstvogelschau in Sardinien und Sizilien. — Vogelwelt **77**, p. 1—12.

Stenhouse, J. H. (1921): Birds Notes from Southern Spain. — Ibis p. 573—594.

Stresemann, E. (1956): Schaubalz der Feldlerche. — J. Orn. **97**, p. 441.

— (1957): Schaubalz der Haubenlerche. — J. Orn. **98**, p. 123.

Vaurie, Ch. (1951): A Study of Asiatic Larks. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **97**, p. 431—526

Verheyen, R. (1951): Oeuvre de baguage des oiseaux en Belgique. — Gerfaut **41**, p. 230—247.

Weigold, H. (1924): VII. Bericht der Vogelwarte Helgoland. — J. Orn. **72**, p. 17—68.

Witherby, H. F., F. C. R. Jourdain, N. F. Ticehurst and B. W. Tucker (1949): The handbook of Brithish birds. — vol. I. 6. Aufl., London.

Williamson, K. (1953): Rare larks and pipits at Faire Isle. — Brit. Birds **46**, p. 211.

V. Die Lautäußerungen der *Galerida*-Arten

a) Einleitung

Das Studium der Lautäußerungen der *Galerida*-Arten hatte zum Ziel, ein Inventar aller Stimmäußerungen der beiden Species aufzustellen. Bei anderen Zwillingsarten von Vögeln kann die Stimme ein gutes feldornithologisches Unterscheidungsmerkmal sein, und sie stellt dann wahrscheinlich auch einen wichtigen Isolationsmechanismus dar. Im Anschluß an die

Beschreibung der Stimmäußerungen soll daher untersucht werden, welche Rolle ihnen als Isolationsmechanismus bei den *Galerida*-Arten zukommt.

Ein Großteil der Lautäußerungen wurde auf Tonband aufgenommen, und typische Lautäußerungen wurden mit dem Klangspektrographen analysiert.

b) Rufe der Nestlinge

Diese konnten weder auf Tonband festgehalten noch analysiert werden. Soweit nicht anders vermerkt, erfolgen die schriftsprachlichen Umschreibungen nach eigenen Notizen, die bei der Aufzucht der Nestlinge gemacht wurden.

Galerida cristata	*Galerida theklae*
	2. Tag: wenige Rufe: *zip.*
	3. Tag: *zip, zep, zip — zip — zip.*
	5. Tag: *zip — zip — trii.*
	6. Tag: *zi — zi — zrii.*
7. Tag: *zidü, ziziedü.*	7. Tag: *schrii, zeck, zip — zip — zip.* (in längeren Reihen)
8. Tag: beim Sperren: *zieh.* nach dem Füttern: *zieh, zit, zit.*	8. Tag: beim Sperren: *zeck,* nach dem Füttern: *trü*
	9. Tag: *diü*

Heinroth (1926) gibt einen Nestlingslaut der Haubenlerche mit *„zizizi"* wieder. Von 7—8 Tage alten Nestlingen hörte ich beim Wiegen derselben ein „zirrr", wohl ein Angstlaut. Es dürfte sich also um Rufe handeln, die hart einsetzen und die hohe, tonale Frequenz nach kurzer Dauer unvermittelt abbrechen lassen. Erst in den letzten Nestlingstagen hängen die Haubenlerchen der hohen Frequenz eine niedrigere an *(zidü).*

c) Die Rufe der flüggen Jungen

Die Lautäußerungen der handaufgezogenen flüggen Jungen wurden auf Tonband aufgenommen und mit dem Klangspektrographen analysiert.

1. Das *siäiep*

Diesen schrillen Pfiff (5,5—3,0 kHz) (siehe Abb. 48) (0,3 sec) äußerte ein Jungvogel von *Galerida cristata* im Alter von vier Wochen.

Eine drei Wochen alte Theklalerche brachte ein *ziäip* (siehe Abb. 49), das dem *siäiep* der Haubenlerche gleicht, aber tiefer 3,6—2,0 kHz) und kürzer (0,2 sec) ist. Der harte Einsatz erinnert noch an den Nestlingsruf.

2. Das *dji — djie — djiä —* von *Galerida theklae*

Diese Reihe von Elementen (siehe Abb. 50) wurde im Alter von sieben Wochen aufgenommen. Eine entsprechende Reihe habe ich von jungen Haubenlerchen nicht gehört. Wahrscheinlich hat sich diese Reihe aus dem *zip-zip-trii* der fünftägigen Nestlinge (s. o.) entwickelt. Der Frequenzbereich (4—2 kHz) entspricht dem des

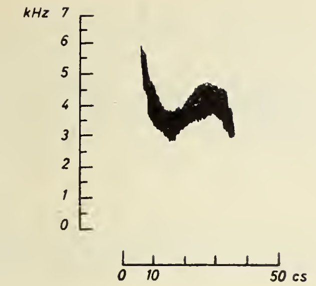


Abb. 48. Das *siäiep* der Haubenlerche (*G. cristata*). Tuschenachzeichnung eines „visible-speech"-Spektrogramms; Störgeräusche, Echos, Harmonische fortgelassen; Ordinate: Frequenzen in Kilohertz (kHz); Abszisse: Zeit in Hundertstel Sekunden (cs).



Abb. 49. Das *ziäip* der Theklalerche (*G. theklae*).

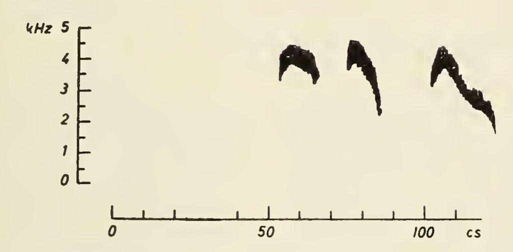


Abb. 50. Das *dji-djie-djiä* der Theklalerche (*G. theklae*) (7 Wochen).

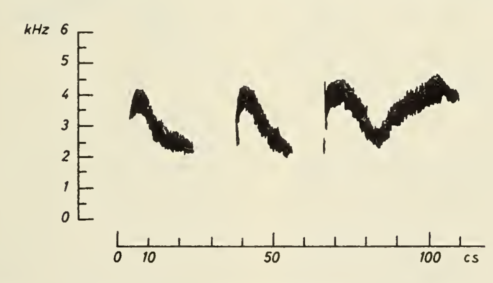


Abb. 51. Das *dji-djie-djiä* der Theklalerche (*G. theklae*) (3 Monate).

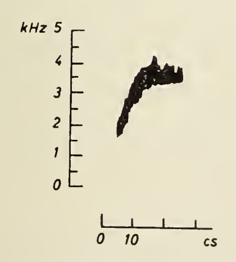


Abb. 52. Das *huit* der Theklalerche (*G. theklae*) (7 Wochen)

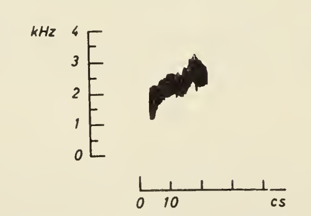


Abb. 53. Das *huit* der Theklalerche (*G. theklae*) (3 Monate).

„ziäip". Das letzte Element ist das längste (0,2 sec) und frequenzmäßig das umfangreichste. Dadurch erhält das Schlußelement ein größeres Gewicht als die vorangehenden. Auch im Alter von drei Monaten bringen die Theklalerchen noch diese Elementreihe (siehe Abb. 51), in der nur das Schlußelement (0,38 sec) durch ein ansteigendes Glissando erweitert ist. Durch diese Erweiterung ist die Endbetonung der Elementreihe noch verstärkt. Dieses Stadium ist der Vorläufer des Stimmfühlungs- und Alarmrufes der adulten Theklalerche (siehe Abb. 57), den aber meine aufgezogenen Lerchen nicht brachten.

3. Das *huit* von *Galerida theklae*

Wie bei allen besprochenen Lautäußerungen ist die Grundschwingung energiemäßig schwach ausgeprägt, während sich die Energie auf die zweite Harmonische konzentriert.

Dieser Ruf ist ein Bettellaut, den die Lerchen im Alter von sieben Wochen äußern. Von jungen Haubenlerchen habe ich keinen entsprechenden Ruf gehört. Das *huit* ist ein kurzer (0,13 sec), scharfer Pfiff, dessen Tonhöhe steil im Glissando ansteigt (1,7—3,5 kHz) (siehe Abb. 52). Auch noch im Alter von drei Monaten wird dieses Element gebracht (Abb. 53); doch ist der Frequenzumfang geringer geworden und die Dauer hat zugenommen (0,2 sec). Vielleicht ist dieses Element ein Vorläufer des Flugrufes (siehe Abb. 62).

d) Die Rufe der adulten Lerchen

1. Der Stimmfühlungs- und Alarmruf

Galerida cristata

Das *tritritrieh* (siehe Abb. 54). Entsprechend der Wandelbarkeit dieses Rufes sind auch die Umschreibungen bei den Autoren verschieden. Der Ruf umfaßt drei oder vier Elemente. Oft folgen zwei Rufe unmittelbar aufeinander, so daß der Ruf dann 6—7 Elemente enthält. Die Elemente der Rufreihe halten sich bei einer mittleren Frequenz von 4 kHz (5—3 kHz). Ein Ruf dauert etwa 1 sec, während die Dauer der einzelnen Elemente zwischen 0,1 und 0,4 sec schwankt. Die anlautenden Elemente sind kürzer als das Kernelement und die auslautenden Elemente. Nach dem Charakter der auslautenden Elemente kann man zwei Typen unterscheiden. Abb. 55 zeigt den einen Typ mit einem Schlußteil, der aus zwei kurzen spitzbogigen Elementen besteht. Abb. 56 zeigt dagegen den verbreiteten Typ mit einem langen Schlußelement, das sich zudem noch durch Tremulierstruktur auszeichnet.

Galerida theklae

Das *dädüdie* (siehe Abb. 57). Für diesen Ruf ist das lange (0,4 sec) doppelschlagartige Schlußelement so charakteristisch, daß man es als Artkennzeichen ansehen kann. Es hört sich wie ein weicher, melodiöser Pfiff an, dessen mittlere Frequenz zwischen 2 und 3 kHz liegt, also niedriger als der Haubenlerchenruf ist. Dauer und Tonhöhenverlauf des Schlußelementes verleihen dem Ruf eine ausgesprochene Endbetonung. Oft hört man von einem Theklalerchenmännchen längere Rufreihen, wenn es auf einem Ausguckposten sitzt. Dabei wechselt es zwischen dem oben besprochenen Typ „a" und einem Typ „b", den ich mit *dädüdje* umschreibe (s. Abb. 58). Eine Rufreihe setzt sich auf folgende Weise aus den Ruftypen „a" und „b" zusammen: abaabaababbbbbbbababaabbbabaaaaaaaaaa. Während der letzten Rufe vom Typ „a" war eine Elster über den Rufer geflogen. Der Ruf vom Typ „b" besteht aus drei Elementen, deren mittlere Frequenz von Element zu Element steigt (2—4 kHz). Die Elemente sind kurz (0,13—0,2 sec). Das *dji-djie-djiä* der jungen Theklalerchen ist vermutlich ein Vorläufer des *dädüdie*.

Da eine funktionsmäßige Homologie zwischen diesen Rufen der *Galerida*-Arten besteht, dürfte wohl auch eine strukturelle Homologie zu erwarten sein. Für die Beurteilung einer strukturellen Homologie fehlt aber vorläufig noch jegliche Erfahrung. In diesem Stimmführungs- und Alarmruf unterscheiden sich die Lautäußerungen der beiden Arten am deutlichsten.

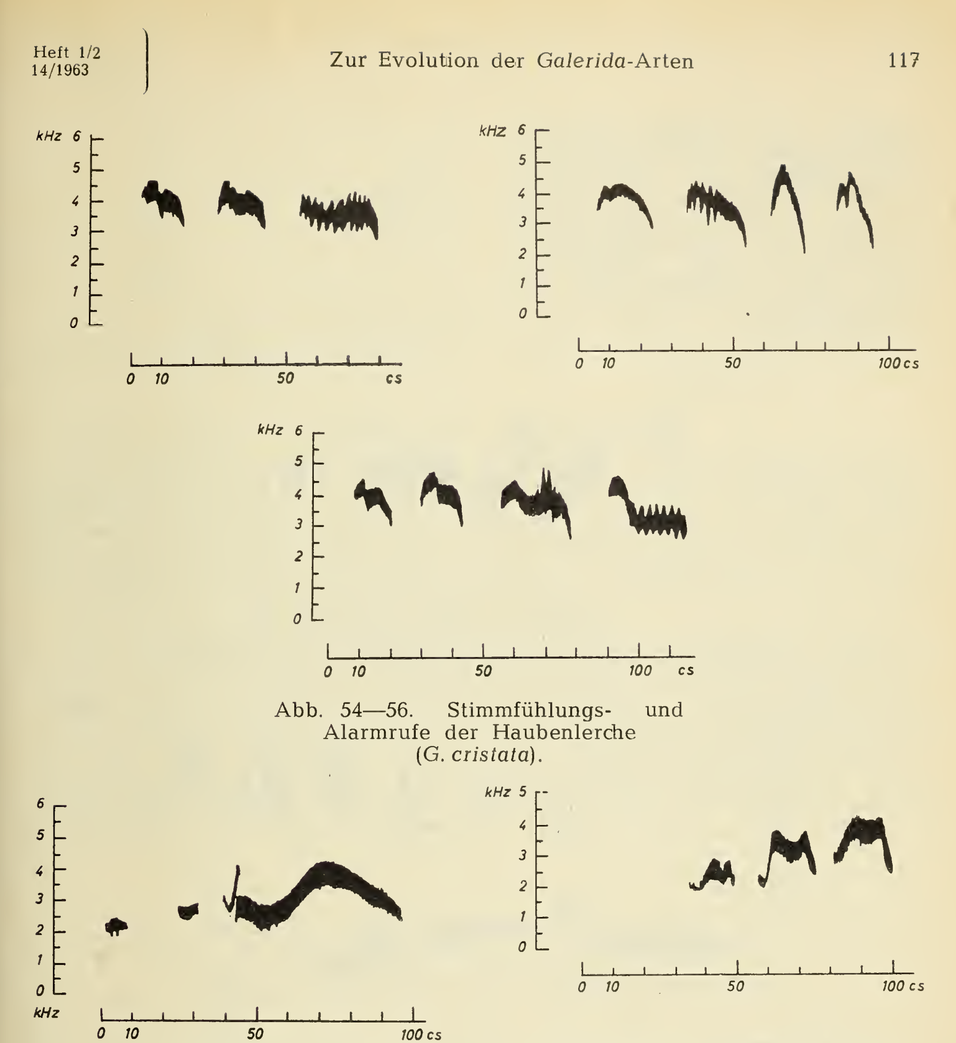


Abb. 54—56. Stimmfühlungs- und Alarmrufe der Haubenlerche (*G. cristata*).

Abb. 57. Stimmfühlungs- und Alarmruf der Theklalerche (*G. theklae*) Typ a.

Abb. 58. Stimmfühlungs- und Alarmruf der Theklalerche (*G. theklae*) Typ b.

2. Das Zwitschern

Galerida cristata

Mit zunehmender Erregung gehen die Alarmrufe in das Zwitschern über. Häufig hört man das Zwitschern bei Verfolgungsflügen. Die einzelnen Laute klingen wie laute, gepreßte Pfiffe (siehe Abb. 59) und ähneln dem Tschilpen der Spatzen. Barret et al. (1948) umschreiben einen Laut mit *chirrup* und schreiben dazu: „Er ist laut und sehr gepreßt und hat eine gewisse spatzenähnliche Qualität. Wir dachten, er war zweisilbig." Vermutlich handelt es sich bei dieser Beschreibung um das Zwitschern. Die Frequenzen bewegen sich zwischen 4 und 5 kHz also höher als beim normalen

Galerida theklae

Das Zwitschern der Theklalerche ist von dem der Haubenlerchen nicht zu unterscheiden, selbst die Spektrogramme ähneln sich auffallend (Abb. 60). Das Spektrogramm zeigt eine Zwischenform zwischen dem normalen Alarmruf und dem Zwitschern.

Alarmruf. Die einzelnen Elemente dauern nur kurze Zeit; manche zeigen Tremulierstruktur; der Tonhöhenverlauf ist sehr rasch; die spitzbogigen Elemente herrschen vor; den tonalen Frequenzen sind Geräuschkomponenten beigemischt. Beim Anhören gewinnt man den Eindruck, daß die Zwitscherlaute zeitlich geraffte Alarmrufe darstellen.

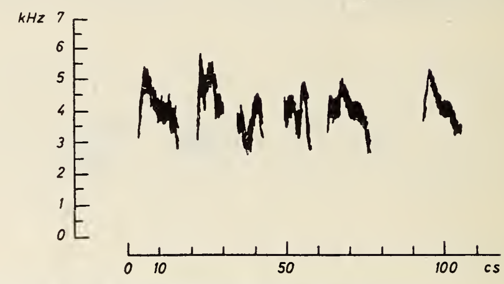


Abb. 59. Das Zwitschern der Haubenlerche (*G. cristata*).

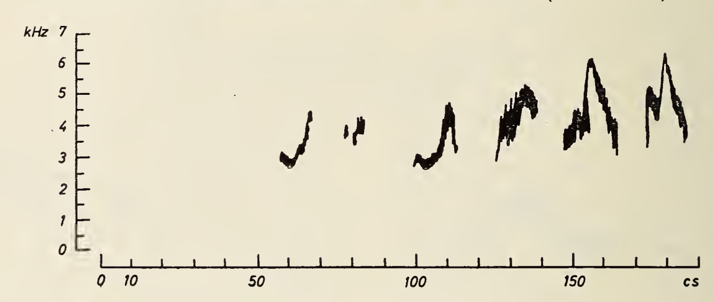


Abb. 60. Das Zwitschern der Theklalerche (*G. theklae*).

3. Der Flugruf

Galerida cristata

Den zarten, flötenden Flugruf, den Niethammer (1937) mit *djui* umschreibt, äußern Haubenlerchen meist kurz vor oder kurz nach dem Auffliegen. Barret et al. (1948) nennen diesen Ruf den normalen Alarmruf. Auf dem Spektrogramm (siehe Abb. 61) erkennt man zwei Elemente mit girlandenförmigem Tonhöhenverlauf, weichem Einsatz und tiefer mittlerer Frequenz (2-3 kHz).

Galerida theklae

Den Flugruf der Theklalerche umschreibe ich mit *dwoid dwoid*. Die Flugrufe der beiden *Galerida*-Arten vermag ich gehörmäßig nicht zu unterscheiden. Das Spektrogramm (siehe Abb. 62) zeigt dagegen nur ein aufwärtsgleitendes Glissando; es gleicht der letzten Hälfte eines Elementes des Haubenlerchenflugrufes. Vermutlich ist das *huit* der jungen Theklalerchen ein Vorläufer des Flugrufes.

4. Das Schnarren

Galerida cristata

Diesen Ruf hört man bei Rivalenkämpfen, wenn die Vögel mit geöffnetem Schnabel aufeinander losgehen. Tonbandaufnahmen wurden nicht gemacht.

Galerida theklae

Eine handaufgezogene Theklalerche ließ ein fauchendes *drrä hören* (sieben Wochen alt). Dieser Laut könnte eine Vorstufe des Schnarrens darstellen.

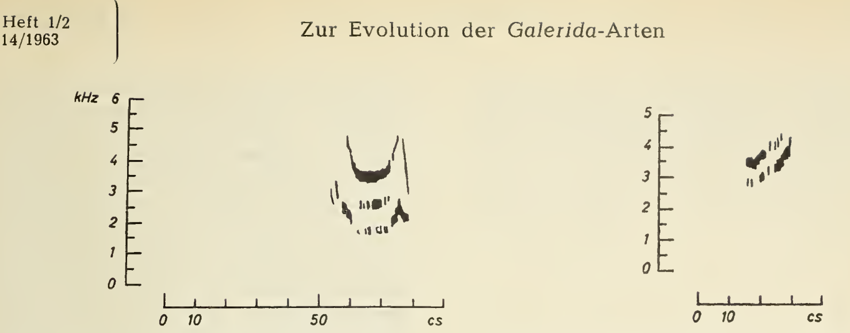


Abb. 61. Der Flugruf der Haubenlerche (*G. cristata*).

Abb. 62. Der Flugruf der Theklalerche (*G. theklae*).

5. Das „God save the Queen" von *Galerida cristata*

Diese Umschreibung wählten Barret et al. (1948) für einen Haubenlerchenruf, den die Autoren mit dem *tritritrieh* von Niethammer (s. o.) identifizieren. Dazu schreiben die Autoren: „Der dritte Laut ist relativ unbetont und der vierte höher als die anderen, obwohl ein wenig nachschleppend. Die Laute haben ein undefinierbar zischenden Charakter, den keine der drei Umschreibungen erfaßt. Der Rhythmus des Rufes wird genau durch die von uns gebrauchten Worte (God save the Queen) wiedergegeben." (siehe Abb. 63).

Diesen Ruf kenne ich nur von meinen Wildfängen, die aus Kiel stammen, während ich ihn niemals von freilebenden Haubenlerchen in der Umgebung von Bonn oder in Spanien gehört habe. Da die oben genannten englischen Autoren die Haubenlerche in der Kriegsgefangenschaft in Ostdeutschland und Polen studiert haben, nehme ich an, daß dieser Ruf eine lokale Variante des Stimmfühlungs- und Alarmrufes ist. Eine Gleichsetzung mit der Umschreibung Niethammers scheint mir daher nicht zulässig. Das Spektrogramm (Abb. 63) zeigt eine leichte Verzerrung durch Echowirkung, weil die Tonbandaufnahme des Rufes einer Kieler Haubenlerche im Zimmer gemacht wurde. Auffallend ist die Tremulierstruktur aller Elemente des Rufes (Trillerfrequenz: 50 Hz).

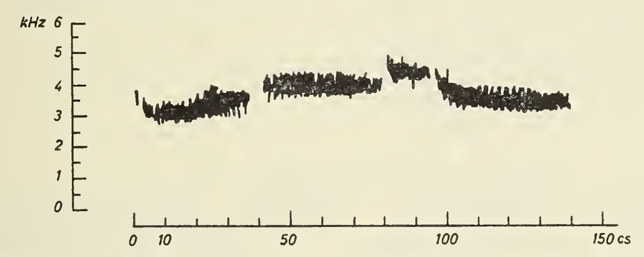


Abb. 63. Das „God save the Queen" der Haubenlerche (*G. cristata*).

6. Der Notschrei von *Galerida cristata*

Wenn man Haubenlerchen in die Hand nimmt, geben sie einen schrillen Schrei von sich. Tonbandaufnahmen konnten nicht gemacht werden.

7. Der Zugruf von *Galerida cristata*

Ries (1908) umschreibt den Ruf ziehender Haubenlerchen mit *quew quew* oder *quiw quiw*. Wahrscheinlich hat er den Flugruf der Haubenlerche gehört (s. o.).

e) Die Gesänge der *Galerida*-Arten

1. Der Jugendgesang

Galerida cristata

Da von meinen handaufgezogenen Haubenlerchen nur ein Weibchen, das

Galerida theklae

Die handaufgezogenen, drei Wochen alten Theklalerchen ließen im

stimmlich wenig aktiv war, die Jugendmauser überlebte, konnte ich den Jugendgesang nicht untersuchen.

Anschluß an die Fütterung ein zartes flötendes Pfeifen hören: *didüdidüdidü* ... Im Alter von drei Monaten sind zu diesen anhaltenden Pfeiftönen noch kurze Pfeiflaute und schnarrende Elemente hinzugekommen. Nach der Jugendmauser im Alter von sechs Monaten brachten meine Theklalerchen die langen Pfeiftöne nicht mehr. Sie hatten nur pulsartige Elemente, die wie *trr trr trr* klingen, hinzuerworben. Auch die Rufreihe *djidjiedjiä* (s. o.) wird in den Gesang eingeflochten. Das erste Frühjahr erlebten diese Theklalerchen in einer Freivoliere im Museumspark, wo sie den Gesang anderer Vogelarten hören konnten. Bald verstand eine der Lerchen den Buchfinkenschlag meisterhaft nachzuahmen. Dagegen brachte sie weder den arttypischen Gesang noch irgendwelche der Rufe der adulten Theklalerchen. Demnach müssen wohl wesentliche Elemente der Rufe und des Gesanges erlernt werden.

2. Der leise Gesang der adulten *Galerida*-Arten

Galerida cristata

Im Frühjahr vor Einsetzen der Brutzeit und im Herbst läßt das Haubenlerchenmännchen einen leisen Gesang hören, während es auf Nahrungssuche am Boden umherläuft. Der Gesang ist so leise, daß ich nichts davon hören konnte, aber deutlich die Schnabelbewegungen sehen konnte, obwohl der Vogel in 4 m Entfernung umherlief (Straßenlärm als Störgeräusch).

Galerida theklae

Von der Theklalerche hörte ich am 9. 4. 58 einen leisen Gesang, während sie am Boden herumlaufend nach Nahrung suchte.

3. Der laute Gesang der *Galerida*-Arten

Galerida cristata

Zur Brutzeit vollführen die Männchen Singflüge. Die Haubenlerche fliegt stumm 50—60 m in die Höhe und beginnt dann mit einer Gesangsstrophe in flatterndem Fluge. Nach einer Strophe, die 4—12 sec dauert, fliegt sie schweigend einige Meter in wellenförmigem Flug weiter und trägt wieder eine Strophe vor. Die eingelegten Pausen währen 3—5 sec. Bei einem Singflug singt die Haubenlerche im Mittel 12 Strophen. Auf dem Singflug beschreibt der Vogel einen weiten Kreis über seinem Revier. Endlich senkt sie sich im Gleitflug herab und legt nur die letzte Strecke im Sturzflug zurück.

Oft trägt die Haubenlerche den lauten Gesang auch von einer Sing-

Galerida theklae

Der Singflug der Theklalerche unterscheidet sich nicht von dem der Haubenlerche. Oft erhob sich ein Theklalerchenmännchen und flatterte singend über mir, wenn ich ein Revier der Theklalerche betreten hatte. Auch die Theklalerche läßt ihren lauten Gesang von Singwarten aus hören. Die Spektrogramme (Abb. 65) wurden von Tonbandaufnahmen gemacht, als eine Theklalerche von einem großen Granitblock aus ihren Gesang vortrug. Diese Art flicht ebenfalls den arttypischen Stimmfühlungs- und Alarmruf in ihren Gesang ein, wodurch die Artzugehörigkeit des Sängers erkennbar wird. Bei den eingeflochtenen Rufen wird das flötende Schlußelement besonders gedehnt und dauert dann

warte, einem Zaunpfahl, einem dürren Ast oder von einem Stein aus vor. In diesem Fall dauern die einzelnen Strophen im Mittel 22 sec, während die Pausen die gleiche Länge wie beim Singflug haben (siehe Abb. 64). Der Gesang setzt sich aus ganz verschiedenen Elementen zusammen: lange Flötentöne, kurze Pfiffe, pulsartige Elemente, schmetternde Doppelschläge, und Tremolos. Stets flicht die Haubenlerche jedoch ihren Stimmfühlungs- und Alarmruf ein. Dadurch erhält der Gesang, in den viele Stimmen anderer Vögel eingeflochten werden, seinen arttypischen Charakter (Stadler und Schmitt 1915; Barret et al. 1948). Vogelliebhaber haben der Haubenlerche auch das Nachsprechen von Worten beigebracht (Triar 1933; Thiele 1935).

allein 0,6 sec (Abb. 65). Im Gesang der Theklalerche wechseln anhaltende Flötentöne mit kurzen Pfiffen, Tremolos und Doppelschlägen ab; vielfach werden Imitationen von Stimmen anderer Vogelarten eingeschoben (von Jordans 1928).

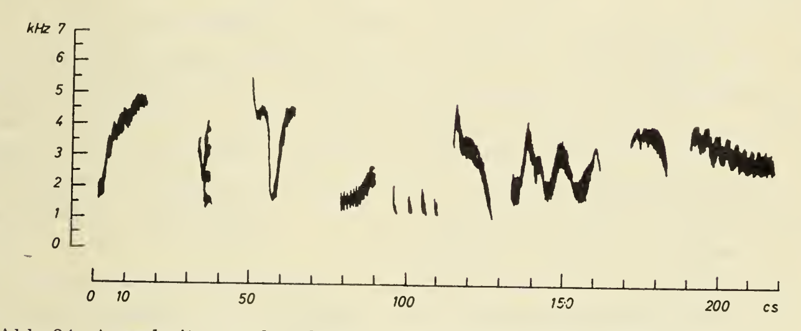


Abb. 64. Ausschnitt aus dem lauten Gesang der Haubenlerche (*G. cristata*).

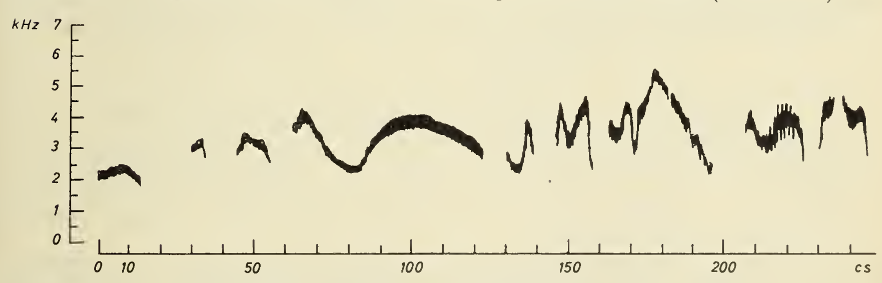


Abb. 65. Ausschnitt aus dem lauten Gesang der Theklalerche (*G. theklae*).

4. Der Balzgesang der *Galerida*-Arten

Galerida cristata

Bei der Bodenbalz (s. o.) trägt das Männchen den Balzgesang vor. Es ist ein leises, schnarrendes Geschwätz, das an den Gesang der Rauchschwalbe erinnert. Tonbandaufnahmen wurden nicht gemacht.

Galerida theklae

Den Balzgesang der Theklalerche konnte ich von dem der Haubenlerche nicht unterscheiden.

f) Zusammenfassung über die Lautäußerungen der *Galerida*-Arten

Insgesamt wurden 37 Lautäußerungen der Haubenlerche und 57 der Theklalerche spektrographiert. Nur ein kleiner Teil der Spektrogramme gelangt hier zur Abbildung.

Zunächst fällt die starke Plastizität der Lautäußerungen auf, die sich einmal durch den Ausfall der arttypischen Rufe bei den handaufgezogenen Lerchen und dann in der Imitationsgabe der freilebenden adulten zeigt. Umfangreiche statistische Untersuchungen mit dem Ziel, die Variabilität der Rufe zu bestimmen, waren leider nicht möglich. Diese Plastizität der Lautäußerungen begründet die Zweifel daran, daß bei den *Galerida*-Arten die Lautäußerungen der tragende Isolationsmechanismus sind, wie wir es von anderen Zwillingsarten der heimischen Vogelwelt (Fitis-Zilzalp, Garten- und Waldbaumläufer) kennen. Anderseits zeigen die Stimmfühlungs- und Alarmrufe der beiden Lerchen hinreichende Unterschiede, um ihnen eine isolierende Funktion zubilligen zu können. Versuche, die Wirksamkeit der Rufe durch Vorspielen von Tonbändern mit diesen Rufen über Lautsprecher bei Käfigvögeln und freilebenden Lerchen zu prüfen, scheiterten an dem Verhalten der Vögel: Vertreter der beiden Arten reagierten in gleicher Weise auf die Rufe der beiden Arten, indem sie auf den Lautsprecher zuliefen und Alarmrufe äußerten. Demnach verteidigen wohl die *Galerida*-Arten ihr Revier sowohl gegen Artgenossen wie auch gegen Vertreter der Zwillingsart.

Beim Vergleich der Lautinventare der beiden *Galerida*-Arten gewinnt man den Eindruck, daß dasjenige der Haubenlerche plastischer und differenzierter als das der Theklalerche ist. Vielleicht darf man diesen Umstand als Hinweis auf die stärkere Spezialisierung der Haubenlerche betrachten.

Schrifttum

Barret, J. H., P. J. Conder and A. J. B. Thompson (1948): Some notes on the crested lark. — Brit. Birds **41**, p. 162—166.

Heinroth, O., und M. Heinroth (1926): Die Vögel Mitteleuropas. Bd. 1. Berlin.

Jordans, A. v. (1928): Die Ergebnisse meiner dritten Reise nach den Balearen. — Nov. Zool. **34**, p. 262—336.

Niethammer, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde. — Bd. 1. Leipzig.

Ries, A. (1907): Zugbeobachtungen über verschiedene Vogelarten im Gebiet von Bamberg. — Verh. Orn. Ges. Bayern **8**, p. 47—96.

Stadler, H., und C. Schmitt (1915): Das Spotten der Vögel. — Orn. Mschr. **40**, p. 170—181.

Thiele, R. (1935): Sprechende Haubenlerche. — Gef. Welt **4**, p. 383.

Triar, J. (1933): Die Haubenlerche des Herrn Kullmann. — Gef. Welt **62**, p. 358.

VI. Diskussion

Die auffällig geringen morphologischen und biologischen Unterschiede, die zwischen *Galerida cristata* und *Galerida theklae* bestehen, haben zu

dem Schluß geführt, daß eine enge Verwandtschaft zwischen diesen beiden Arten vorliegt und daß sie die Bezeichnung Zwillingsarten zu Recht tragen. Es erhebt sich nun die Frage, wie man die nachgewiesenen Unterschiede einmal phylogenetisch-taxonomisch und weiter funktionell deuten kann; schließlich soll auch noch ihrer Entwicklung Aufmerksamkeit geschenkt werden.

a) Die phylogenetisch-taxonomische Bedeutung der Merkmalsunterschiede

Beim Vergleich zweier Arten pflegt man einzelne Merkmale als ursprünglich (plesiomorph) oder als abgeleitet (apomorph) zu bewerten. Die von mir als apomorph bewerteten Merkmale von *Galerida cristata* lassen sich den als plesiomorph betrachteten von *G. theklae* wie folgt gegenüberstellen:

Galerida cristata apomorph	*Galerida theklae* plesiomorph
größere Flügellänge	geringere Flügellänge
höheres Gewicht	geringeres Gewicht
stärker verkürzte 10. HS	längere 10. HS
etwas spitzerer Flügel	etwas gerundeterer Flügel
stärkere Flächenbelastung	geringere Flächenbelastung
relativ längerer Schnabel	relativ kürzerer Schnabel
größerer „Index locomotion" (Verheyen 1957)	kleinerer „Index locomotion" (Verheyen 1957)
stärkere Geschlechtsunterschiede	geringe Geschlechtsunterschiede
weitere Verbreitung	beschränktere Verbreitung
zusammenhängendes Areal	disjunktes Areal
starke geographische Variation	geringere Plastizität der ökologischen Ansprüche
größere Plastizität der ökologischen Ansprüche (Kulturfolger)	beschränkteres Lautinventar
reiches Inventar an Lautäußerungen	

Wenn auch nicht ein einzelnes der angeführten Merkmale genügt, um *G. cristata* gegenüber *G. theklae* als die abgeleitete Form zu betrachten, so dürfte doch die Gesamtheit der genannten Merkmale dazu berechtigen, in *G. theklae* die Form zu sehen, die den Charakter der Ausgangsart am besten gewahrt hat.

Steigerung der Größe ist in verschiedenen Evolutionsreihen ein verbreitetes Phänomen. Bei *G. cristata* sind es vor allem die Flügel, die eine Vergrößerung erfahren haben. Im Zusammenhang mit dieser Vergrößerung stehen auch die Veränderungen in der Flügelform, der Flächenbelastung und dem Lokomotionsindex.

Der Schnabel eines Vogels unterliegt mannigfachen evolutiven Abwandlungen, so daß er heutzutage selten mehr als phylogenetisch-taxonomisches Merkmal herangezogen wird.

Die Geschlechtsunterschiede bei den beiden *Galerida*-Arten beruhen nicht auf Färbungsunterschieden, sondern auf Größen- und Proportionsunterschieden. Macdonald (1953) hat ebenfalls an Lerchen die phylogenetisch-taxonomische Bedeutung der Ausprägung des Geschlechtsunterschiedes nachgewiesen. Die übrigen in der obigen Liste bewerteten Merkmale werden in anderem Zusammenhang diskutiert.

b) Die funktionelle Bedeutung der Unterschiede

Alle Allometrieuntersuchungen an Schwanzlänge, Flügellänge, Flügelskelett und Beinskelett eignen sich nicht zu einer phylogenetisch-taxonomischen Diskussion, da diese Allometrien keine Versetzungen (Transpositionen) aufweisen und als einfache Allometrien anzusehen sind, wenn auch Untersuchungen an vergleichbaren Zwillingsarten noch fehlen (Röhrs 1961). Das Allometrieverhalten der *Galerida*-Arten deutet auf größenabhängige Proportionsverschiebungen.

Die Größensteigerung vor allem der Flügel bei *G. cristata* läßt sich vielleicht als Anpassung an den offeneren Biotop der Grassteppe, die eine größere Fluggeschwindigkeit und größere Flug-Ausdauer begünstigen mag, verstehen.

Der relativ längere Schnabel der Haubenlerche läßt sich vielleicht funktionell so deuten, daß ein solcher Schnabel sich besser zum Bohren von Löchern im lockeren Erdreich eignet, einer Art des Nahrungserwerbs, die man bei der Haubenlerche häufig beobachten kann; es mag auch die Hebelwirkung bei der Bearbeitung größerer Nahrungsbrocken günstiger sein.

Vergrößerung der Zehenlänge und Streckung der Krallen bei der Haubenlerche darf man wohl im Zusammenhang mit ihrer Lebensweise auf lockerem, ja bevorzugt sandigem Boden sehen.

c) Die Entwicklung der Artunterschiede bei den *Galerida*-Arten

Wir dürfen annehmen, daß die Entwicklung von Artunterschieden eine eigentümliche Richtung einschlagen wird, wenn Vertreter zweier nah verwandter Arten sich in ihren Wohngebieten treffen und es für jede der beiden vorteilhaft ist, eine Vermischung mit der anderen zu vermeiden. In dieser Situation kommt der Entwicklung von Artunterschieden, die als isolierende Mechanismen wirken, eine besondere Bedeutung zu.

Dem Zustand der Sympatrie zweier Arten geht nach allgemeiner Annahme ein Zustand der Isolation voraus, der erst durch eine Ausbreitungsphase beider Arten oder einer von ihnen aufgehoben wird. Es stellt sich

nun die Frage, welche Eigenschaften eine solche Ausbreitung begünstigen oder hemmen. Bei den *Galerida*-Arten scheint sich der Widerspruch zu ergeben, daß wir auf Grund der heutigen Verbreitung eine anhaltende Ausbreitungsphase annehmen müssen, während die Ausbildung der an eine flächenmäßig stark begrenzte Bodenfarbe angepaßten Oberseitenfärbung (kryptische Färbung), wie sie viele heutige Rassen der *Galerida*-Arten zeigen, hohe Standorttreue voraussetzt, die einer Ausbreitung wenig förderlich ist. Da es vor allem die kurzflügeligen Formen sind, die sich ökologisch eine besonders hohe Standorttreue leisten können (Flußoase des Nils), erfolgte die Ausbreitung vermutlich durch langflügelige Formen, wie sie in jenen Steppen zu finden sind, die entsprechend den Jahreszeiten Standortwechsel über größere Strecken verlangen (Steppen Innerasiens, Hochplateau Algeriens, auch Mitteleuropa). Erst mit dem Seßhaftwerden setzte eine Selektion zugunsten kürzerer Flügel und kryptischer Färbung ein, wenn der Biotop diese Entwicklung zuließ.

Bei den beiden untersuchten *Galerida*-Arten dürfte die Dauer der Ausbreitungsphase etwa gleich lang gewesen sein, so daß die heutige flächenmäßige Ausdehnung der Wohngebiete in etwa proportional der Vagilität der beiden Arten ist: der höheren Vagilität der langflügeligeren Haubenlerche entspricht auch ihr um vieles größeres Verbreitungsgebiet.

Zur Frage der Isolationsmechanismen

Welche Isolationsmechanismen bei den *Galerida*-Arten wirksam sind, ließ sich weder im Experiment noch durch Beobachtungen in freier Natur klären. Es blieb also nur die Möglichkeit, aufbauend auf den in der Einleitung referierten Erfahrungen über Isolationsmechanismen bei anderen Zwillingsarten, die auffälligsten Artunterschiede zwischen den *Galerida*-Arten auf ihre Eignung als Isolationsmechanismen hin zu prüfen. Alle nachgewiesenen Artunterschiede erwiesen sich in ihrer Ausprägung so schwach, daß man sie sich nicht isoliert als wirksame Fortpflanzungsschranke vorstellen kann. Erst eine Summierung aller Artunterschiede dürfte eine hinreichende Wirkung als Isolationsmechanismus ergeben.

Bei der Paarbildung mag der Größenunterschied die Partnerwahl beeinflussen. Wenn ein Weibchen einen Partner wählt, so ist der arteigene Partner stets ein wenig größer, während der Vertreter der Zwillingsart jeweils entweder gleich groß oder aber erheblich größer wäre.

Für die Mehrzahl der Individuen der *Galerida*-Arten wirken weiterhin die räumliche Trennung der artgemäßen, bevorzugten Biotope (Buschsteppe, Strauchheide *(theklae)*-Grassteppe, Ackerbaugebiete *(cristata)* isolierend, indem sie eine Begegnung mit artfremden Partnern infolge der Standorttreue der Vögel weitgehend ausschließen.

Auch dem feinen Unterschied in der Bodenbalz der *Galerida*-Arten, die ja der Begattung vorausgeht, indem die Theklalerche bei der Balz „knickst", eine Bewegung, die der Haubenlerche fehlt, wollen wir eine

Isolationswirkung zusprechen, wenn sie auch bei meinen Käfigvögeln die Bildung eines Mischpaares nicht verhindern konnte.

Endlich dürfte nach den bisherigen Erfahrungen bei Zwillingsarten unserer heimischen Vogelwelt von allen genannten wohl den stimmlichen Unterschieden die stärkste isolierende Wirkung zukommen, da die unterschiedlichen Stimmfühlungsrufe der beiden Arten in den lauten Gesang eingeflochten werden, der bei der Revierabgrenzung eine wichtige Rolle spielt.

Damit ist die Liste der Artunterschiede, die man als wirksame Isolationsmechanismen ansehen darf, schon erschöpft.

d) Das geologische Alter der *Galerida*-Arten

Funde fossiler Lerchen können die Frage nach dem Alter der Lerchen im allgemeinen und der *Galerida*-Arten im besonderen nicht klären, da solche Funde nur aus dem Pleistozän vorhanden sind. Während man andere Singvogelfamilien mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit voneinander ableiten kann, stehen die Lerchen wie auch die Schwalben sehr isoliert auf Grund einiger Merkmale, die anderen Singvogelfamilien fehlen (Laufbeschilderung, Pessulus). Diese Eigentümlichkeiten werden als Zeichen eines primitiven Status gewertet, und dementsprechend ist man bereit, den Lerchen ein hohes Alter zuzubilligen. Andererseits folgen die Lerchen nicht der bei anderen „alten" Familien beobachteten Regel, daß sie weniger Arten pro Gattung und weniger Unterarten pro Art zählen, als dies bei „jungen" Familien der Fall ist. Winterbottom (1962) folgert daraus, daß zwar die Lerchen als Familie alt, unsere heutigen Lerchenarten aber jung sind und sich noch in einem Stadium aktiver Differenzierung befinden.

Dieser These würde man sich bei der Einschätzung des Alters der *Galerida*-Arten deshalb gern anschließen, weil Zwillingsarten allgemein kein hohes Alter zugebilligt wird. Ich möchte allerdings die Spaltung der Ausgangsform der *Galerida*-Arten an den Ausgang des Pliozän (Hebung der äthiopischen Hochländer) setzen und ihnen damit ein Alter zubilligen, das dem anderer „guter" Vogelarten gleichkommt. Andererseits lege ich die Ausbreitungsphase und damit das Stadium der Sympatrie erst auf die Höhe des letzten Pluvials, also auf einen Zeitpunkt geologisch jüngsten Datums.

Wenn aber unsere beiden *Galerida-Arten* in einem Zeitraum, in dem andere „gute" Arten sich deutlich differenziert haben, nur geringfügige Unterschiede entwickelten, so bedarf das einer Begründung. Diese sehe ich in der Wirkung der bewahrenden Selektion, die in der Evolution der *Galerida*-Arten das Übergewicht gegenüber der Wirkung der verändernden Selektion gehabt hat (Schmalhausen 1959). Wenn einer jungen Art die Eroberung einer neuen ökologischen Nische gelingt, so antwortet sie

auf die veränderten Umweltfaktoren gewöhnlich mit einer Fülle von Differenzierungen (Erstbesiedlung von 8 Inseln, Kleidervögel auf Hawaii, Galapagosfinken; Remane 1956). Sicherlich hat sich die Haubenlerche eine neue ökologische Nische erobert, wie es das Prinzip von Gause für sympatrische, konkurrierende ökologisch ähnliche Arten fordert (Günther 1956); aber für die Evolution waren weniger die neuen Umweltfaktoren, die eine Differenzierung fördern, entscheidend, als solche, die den vorhandenen Status festigten: Auch die neue Umwelt begünstigte die typische Lerchenfarbe und die Ausbildung einer kryptischen Färbung ließ die Federhaube auf dem Kopf, die vielleicht bei dem Kontakt der Partner eines Paares dienlich ist, unangetastet; althergebrachte Balz und Reviergesang bewährten sich und wurden beibehalten, wie auch dem Organismus keine neuen Bewegungsweisen abgefordert wurden. Der konservative Charakter der *Galerida*-Arten findet seine Entsprechung in den Gemeinsamkeiten der arteigenen ökologischen Nischen.

Diese hier gegebene Deutung soll nur einen Diskussionsbeitrag liefern. Die Klärung vieler offener Fragen wird erst möglich sein, wenn wir mehr Material zur Evolution der Zwillingsarten zur Verfügung haben.

Schrifttum

Günther, K. (1956): Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1939—1953. — Fortschritte der Zoologie **10**, p. 33—278.

Macdonald, J. D. (1953): Some aspects of variation in the Spike-heel Lark (*Certhilauda albofasciata*). — Proc. zool. Soc. London **122**, p. 985—1006.

Röhrs, M. (1961): Allometrie und Systematik. — Z. Säugetierkunde **26**, p. 130 bis 137.

Remane, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — Leipzig.

Schmalhausen, I. I. (1959): Stabilizing Selection. — Proc. XVth Int. Congr. Zoology, London, p. 131—133.

Winterbottom, J. M. (1962): Systematic Notes on birds of the Cape Province. XVIII. Comments on the phylogeny of the Alaudidae. — Ostrich **33**, p. 41—42.

Zusammenfassung

1. Die Einleitung gibt einen Überblick über die Zwillingsartenforschung und die bei der Evolution der Zwillingsarten wirksamen Isolationsmechanismen.

2. Die Artmerkmale von *Galerida cristata* und *Galerida theklae* (Färbungsunterschiede und am Balg meßbare Größen) werden im einzelnen geschildert.

3. An 50 Skeletten werden Gestalt und Größenunterschiede der Knochen beider *Galerida*-Arten dargestellt. In dieser Untersuchung sind auch die Allometrien von Schwanzlänge, Flügellänge, Flügelskelett und Beinskelett mit einbezogen.

4. Geschlechtsbedingte Größenunterschiede, die systematische Stellung der *Galerida*-Arten, sowie das Bastardproblem werden diskutiert.

5. Die geographische Variation von *G. cristata* in Europa und Afrika und von *G. theklae* im gesamten Verbreitungsgebiet wird an Hand von Karten erläutert.

6. Verbreitungsgrenzen, Höhenverbreitung, Biotope und Nahrung der *Galerida*-Arten in Europa und Afrika, die Ausbreitung von *C. cristata* in Mitteleuropa werden besprochen und Fortpflanzungsbiologie und Wanderungen der *Galerida*-Arten beschrieben.

7. Ein Inventar der Lautäußerungen der *Galerida*-Arten, sowie eine Anzahl spektrographischer Analysen werden vorgelegt.

8. Die aufgeführten Untersuchungen sind die Grundlage für eine Diskussion der Evolution der wirksamen Isolationsmechanismen und des Alters der *Galerida*-Arten.

Summary

1. As introduction the research on sibling species and the isolating mechanisms in sibling species are reviewed.

2. The specific properties of *Galerida cristata* and *Galerida theklae* (Aves, Alaudidae): differences in color and skin measurements are described.

3. The bones of 50 skeletons of the two *Galerida*-species are measured and compared. Allometries of tail-length, wing-length, wing-bones and leg-bones are calculated.

4. Differences related to sex are described.

5. The systematic position of the *Galerida*-species and the existence of hybrids are discussed.

6. The geographic variation of *G. cristata* in Europa and Africa and of *G. theklae* (whole distribution area) is reviewed.

7. Horizontal and vertical distribution, habitats and food of the two Crested Larks in Europe and Africa are described. The spreading of *G. cristata* in central Europe is reviewed.

8. Breeding biology and migrations of the two *Galerida*-species are compared.

9. The voice of the two Crested Larks are compared and sonagrams of particular calls and songs are given.

10. The evolution, the effective isolating mechanisms and the age of the *Galerida*-sibling species are discussed.